COUNTWAY LIBRARY
HC 4PST T

F. SCHENCK u. A. GÜRBER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

SECHSTE AUFLAGE

FERDINAND ENKE in STUTTGART

4.A.319

BOSTON MEDICAL LIBRARY

PURCHASED FROM THE INCOME OF THE

SAMUEL WHEELER WYMAN

MEMORIAL FUND

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

FÜR

STUDIERENDE DER MEDIZIN

VON

Prof. Dr. med. **F. SCHENCK** und Prof. Dr. phil. et med. **A. GÜRBER**

IN MARBURG.

SECHSTE AUFLAGE.

MIT 40 ABBILDUNGEN.

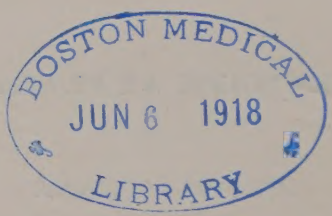
STUTTGART.

VERLAG VON FERDINAND ENKE.

1909.

13046

Das Uebersetzungsrecht für alle Sprachen und Länder vorbehalten.



Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Unter den Studierenden der Medizin besteht vielfach, wie wir aus öfter an uns gerichteten Fragen entnommen haben, der Wunsch nach einem Leitfaden der Physiologie des Menschen, der die wichtigsten Lehrsätze in knapper Form enthält und dem Anfänger die Uebersicht über dieses Gebiet erleichtert. Es gibt allerdings schon solche Kompendien — wir nennen die von Oestreich, Breitenstein, Schmidt, Peter u. a. Diese können jedoch wohl nicht ernstlich als Lehrmittel für den physiologischen Unterricht in Betracht kommen; denn sie enthalten manche recht grobe Fehler. Trotzdem werden sie viel von den Studierenden benutzt. Es erschien uns der Versuch angebracht, diesen Büchern Konkurrenz zu machen, und wir haben aus dem Grunde das vorliegende Buch, einer Aufforderung der Verlagsbuchhandlung folgend, geschrieben.

Was die Anordnung des Stoffes anlangt, so glauben wir nicht wesentlich von dem hergebrachten bewährten System abgewichen zu sein. Unser Bestreben war, möglichst das in den Vordergrund der Darstellung zu bringen, was als tatsächlich allgemein anerkannt gilt, dagegen auf eine Diskussion unentschiedener Fragen nicht einzugehen. Freilich war es nicht ganz zu vermeiden, auch hie und da Hypothetisches zu streifen.

Die physiologische Methodik ist nur kurz behandelt, vielfach sogar nur mit wenigen Worten angedeutet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden und Apparate entsprach nicht dem beabsichtigten Umfange des Buches und durch eine kürzere Darstellung der Methodik wäre vielleicht bei dem Studierenden die irrige Ansicht erweckt worden, daß nur weniges zum Verständnis derselben erforderlich sei. Es erschien uns ein kurzer Hinweis meist genügend, weil der Studierende daraus am ehesten entnehmen kann, daß unser Buch durchaus nicht alles enthält, was er wissen muß, und daß das Studium des Buches vielleicht den Ueberblick über das

Gesamtgebiet der Physiologie erleichtert, aber keineswegs den Besuch der Kollegien und Kurse, sowie die Benutzung eines größeren Lehrbuchs ersetzen kann.

Die Figuren des Buches sind meist Nachbildungen von solchen Figuren, die sich in bekannten Lehrbüchern und Originalabhandlungen finden.

Ganz besonderen Dank schulden wir Herrn Professor Fick, der uns bei der Abfassung des Buches mit seinem Rate zur Seite stand.

Würzburg, im Oktober 1897.

Vorwort zur sechsten Auflage.

Auch bei der Bearbeitung der sechsten Auflage sind wir bestrebt gewesen, der ursprünglich gestellten Aufgabe treu zu bleiben und das Buch nach denselben Gesichtspunkten, wie bei den früheren Auflagen, auszugestalten.

Marburg, im März 1909.

F. Schenck. A. Gürber.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort V
Inhaltsverzeichnis VII

Einleitung. **Allgemeine Physiologie** 1

1. Teil.

Stoffwechsel.

Kapitel I. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers 9
„ II. Blutbewegung 35
„ III. Zusammensetzung des Blutes 50
„ IV. Lymphe. Lymphdrüsen. Milz 55
„ V. Blutgase und Chemie der Atmung 58
„ VI. Atembewegungen 62
„ VII. Nahrung 69
„ VIII. Sekretion der Verdauungssäfte 77
„ IX. Verdauung der Nahrung 90
„ X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe . . 104
„ XI. Harnsekretion 111
„ XII. Innere Sekretionen 118
„ XIII. Stoffwechselbilanz 121

2. Teil.

Umsatz und Auslösung der Energie.

„ XIV. Tierische Wärme 138
„ XV. Allgemeine Muskelphysiologie 144
„ XVI. Spezielle Bewegungslehre 158
„ XVII. Allgemeine Nervenphysiologie 170
„ XVIII. Rückenmark 179
„ XIX. Gehirn 187
„ XX. Periphere Nerven, Sympathicus 199

Seite

Kapitel XXI. Allgemeines über die Sinnesorgane 204
„ XXII. Gesichtssinn 205
„ XXIII. Gehörssinn 231
„ XXIV. Geruchs- und Geschmackssinn 239
„ XXV. Die Sinnesorgane der Haut 243
„ XXVI. Lage- und Bewegungsempfindung 247

3. Teil.

Fortpflanzung und Entwicklung.

„ XXVII. Die Zeugung 250
„ XXVIII. Physiologie des Embryo 254
„ XXIX. Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett 262
„ XXX. Die Entwicklung des Körpers nach der Geburt . . 265

Sachregister 270

BOSTON MEDICAL
JUN 6 1918
LIBRARY

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom normalen Leben. Sie wird eingeteilt in:

1. allgemeine Physiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Lebenseigenschaften oder vom Wesen der lebendigen Substanz;

2. spezielle Physiologie, d. i. die Lehre von den Lebenserscheinungen der einzelnen Lebewesen (z. B. Mensch, Tiere, Pflanzen) und der einzelnen Organe dieser Lebewesen.

Das folgende enthält die Hauptsätze der Physiologie des Menschen. Zur Einleitung sei ein kurzer Ueberblick über die allgemeine Physiologie vorausgeschickt.

Allgemeine Physiologie.

§. 1. Stoff- und Energieumsatz. Reizbarkeit.

Die **lebendige Substanz** enthält keine anderen Elementarstoffe und Kräfte, als die leblose Natur. Es gibt keine besondere „Lebenskraft". Die Lebenseigenschaften beruhen auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Zusammensetzung dieser Substanz ist nicht bekannt; wahrscheinlich ist ihr wesentlichster Teil Eiweiß.

Die Lebensvorgänge äußern sich in chemischen und physikalischen Prozessen, dem Stoffwechsel und dem Energieumsatz.

Der **Stoffwechsel** besteht darin, daß die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, die ihr Körper enthält, spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydieren, wobei einfachere Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und gewisse Ammoniakderivate, z. B. Harnstoff) entstehen (**Dissimilation**), anderseits ihre Leibessubstanz wieder aufbauen aus Substanzen, die sie von außen her aufnehmen (**Assimilation**).

Das Assimilationsvermögen ist nicht bei allen Lebewesen gleich groß. Chlorophyllhaltige Pflanzen vermögen im Sonnenlicht einfache anorganische Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, salpetersaure Salze u. a.) unter Abspaltung von Sauerstoff zu assimilieren. Gewisse Bakterien können sogar den freien Stickstoff der Luft assimilieren. Tiere dagegen bilden ihre organische Körpersubstanz nicht aus anorganischen, sondern aus organischen Verbindungen, die sie als Nahrung dem Pflanzenreich entnehmen. Der Tierkörper vermag immerhin aus den organischen Nahrungsstoffen durch Reduktion und Synthese organische Verbindungen höherer Art zu bilden. Eine Reduktionssynthese im Tierkörper ist z. B. die Bildung von Fett aus Kohlehydraten.

Die Dissimilationsprodukte des Tierreichs können von Pflanzen wieder assimiliert werden und zwar Kohlensäure und Wasser direkt; die Ammoniakderivate werden meist erst assimiliert, nachdem sie durch die im Boden vorkommenden nitrifizierenden Bakterien in salpetersaure Salze umgewandelt sind.

So vollzieht sich ein Kreislauf des Kohlenstoffs, Wasserstoffs und Stickstoffs durch die Welt der Lebewesen.

Für die physiologische Verbrennung ist nicht immer, wie für die Verbrennung der Kohle im Ofen, stete Zufuhr freien Sauerstoffs nötig. Frösche können z. B. längere Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben; sie bestreiten in diesem Falle ihren Sauerstoffbedarf aus sauerstoffreichen organischen Verbindungen ihres Körpers. Manche Lebewesen, z. B. die anaëroben Bakterien, können sogar andauernd in einem Medium ohne freien Sauerstoff leben und doch Kohlensäure bilden; sie entnehmen den hierzu nötigen Sauerstoff den sauerstoffhaltigen Verbindungen ihrer Umgebung.

Die Intensität der physiologischen Verbrennung kann nicht durch vermehrte Sauerstoffzufuhr gesteigert werden, wie die Intensität des Feuers im Ofen.

Die Lehre vom **Energieumsatz** gründet sich auf das von J. R. Mayer und H. Helmholtz entdeckte Gesetz der Erhaltung der Energie, welches aussagt, daß die Summe aller Energien im Weltall immer konstant bleibt, daß also nie Energie entsteht oder verschwindet, sondern nur Umwandlung einer Energieform in eine andere erfolgt.

Bei der Dissimilation erfolgt eine Umwandlung der in den organischen Substanzen enthaltenen chemischen potentiellen Energie in kinetische Energie, hauptsächlich in Wärme und in mechanische Arbeit, in geringem Maße auch in elektrische Energie (z. B. bei elektrischen Fischen) und in Energie des Lichtes (z. B. bei Leuchtkäfern). Die bei der Dissimilation frei werdende kinetische Energie befähigt die Organismen zu ihren Leistungen.

Bei der Assimilation wird kinetische Energie in chemische potentielle Energie umgewandelt und als Arbeitsvorrat in den gebildeten organischen Substanzen aufgehäuft. Diese Energie entstammt ursprünglich der Energie des Sonnenlichtes. Nur im Sonnenlicht vermögen die chlorophyllhaltigen Pflanzen zu assimilieren, jedoch nur in den roten und gelben, nicht aber in den grünen, blauen und violetten Lichtstrahlen.

Alle Energie, die die Lebewesen zu ihren Leistungen befähigt, ist demnach in chemische Energie umgewandeltes Sonnenlicht.

Der Stoff- und Energieumsatz der Lebewesen kann von außen her beeinflußt werden durch chemische und physikalische Einwirkungen.

Die Einflüsse, welche die Dissimilation steigern, heißen erregende Mittel oder **Reize.** Die Dissimilationssteigerung durch Reize heißt **Erregung.** Die Fähigkeit der lebendigen Substanz, durch Reize erregt zu werden, heißt **Erregbarkeit** oder **Reizbarkeit.**

Beispiel: Ein Muskel, durch einen elektrischen Strom in Erregung versetzt, geht aus dem Ruhezustand über in den Zustand der Erregung oder der Tätigkeit; dabei sind die Verbrennungsprozesse erheblich gesteigert, der Muskel verkürzt sich und kann dabei Arbeit leisten.

Der Reiz führt dem erregten Gebilde nicht die bei der Erregung umgesetzte Energie erst zu, sondern löst nur die Umsetzung der im Brennmaterial schon vorhandenen chemischen Energie in kinetische Energie aus, ähnlich wie der Zünder einer Kanone die Pulverexplosion auslöst. Deshalb ist der Energiewert der Erregungsgröße nicht proportional dem der Reizgröße.

Eine Erregung, die an irgend einem Punkte eines erregbaren Gebildes, z. B. einer Muskelfaser entsteht, kann sich durch Erregungsleitung von da in dem Gebilde ausbreiten.

Die **Reize** sind einzuteilen in:

1. chemische, die durch chemische Einwirkung auf die erregbare Substanz deren Dissimilation veranlassen. Elektrische Reize wirken nach Art der chemischen, weil der Strom durch Elektrolyse an der Stelle seines Ein- und Austrittes in dem erregbaren Gebilde chemische Veränderungen bewirkt, die die Erregung zur Folge haben können;

2. physikalische, und zwar mechanische (Stoß, Zerren), thermische (Erwärmen) und photische (Licht, das z. B. die Netzhaut erregt). Die Wirkung dieser physikalischen Reize ist zurückzuführen auf die Erschütterung des molekularen Baues der erregbaren Substanz, durch welche die der Erregung zu Grunde liegende chemische Umsetzung ausgelöst wird.

Substanzen, die durch Erschütterung zersetzt werden, sind Verbindungen mit labiler Bindung der Atome, die bei der Zersetzung in stabilere Verbindungen zerfallen. Die erregbare Substanz der Lebewesen ist auch solch eine labile Verbindung.

Auch die Assimilation kann durch äußere Einwirkungen bewirkt werden; dies beruht aber nicht auf Auslösungsvorgängen, sondern die hierbei in den Assimilationsprodukten aufgehäufte Energie entstammt der durch die äußere Einwirkung zugeführten Energie.

So wird bei der Bildung der Kohlehydrate die Energie des Sonnenlichtes in chemische Energie umgewandelt.

Assimilationsvorgänge können auch durch vorausgegangene Erregung begünstigt werden; die in diesem Falle durch die Erregung geleistete und in chemische Energie umgesetzte Arbeit ist als Bauarbeit zu unterscheiden von der Betriebsarbeit, welch letztere als kinetische Energie nach außen hin erscheint.

Einflüsse, die den Stoff- und Energieumsatz herabsetzen, heißen lähmende Mittel und ihr Effekt heißt **Lähmung.** Der Lähmungszustand, in dem die Lebensäußerungen ganz aufhören, ohne daß jedoch die Lebensfähigkeit vernichtet ist, heißt latentes Leben oder **Biostition.** In Biostition befinden sich z. B. manche Lebewesen bei den niedrigsten, dem Leben noch nicht schädlichen Temperaturen, ferner eingetrocknete Pflanzensamen, Sporen der Bakterien.

Starke Erregung kann auch Ursache von Lähmung sein, die man dann **Ermüdung** oder Erschöpfung nennt, und die teils durch zu großen Verbrauch des erregbaren Materials, teils durch schädliche Wirkung der im erregbaren Gebilde angehäuften Dissimilationsprodukte (Ermüdungsstoffe) bedingt ist. Ein in Ruhe gelassenes ermüdetes Gebilde erholt sich durch Wiederersatz des erregbaren Materials und durch Entfernung der Ermüdungsstoffe.

§ 2. Physiologische Bedeutung der Formelemente der Lebewesen.

Mit dem eigenartigen chemischen Aufbau der lebendigen Substanz hängt auch die Struktur oder Organisation der Lebewesen zusammen.

Die Strukturelemente, aus denen alle Lebewesen aufgebaut sind, heißen **Zellen.** Die charakteristischen Bestandteile jeder Zelle sind:

1. das **Protoplasma,** eine gallertige Masse, die mehr oder weniger Struktur (Protoplasmagerüst) zeigt;

2. ein oder mehrere im Protoplasma befindliche **Kerne,** meist kuglige Gebilde, bestehend aus Kerngerüst, Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen.

Protoplasma und Kern sind die Träger des Lebens.

Die Zellen, aus denen die Lebewesen bestehen, sind physiologisch sehr ungleichwertig. Vom physiologischen Gesichtspunkte kann man sie einteilen in zwei Gruppen:

1. Zellen, die für sich allein existenzfähige Lebewesen (physiologische Individuen) sind, z. B. alle einzelligen Organismen (Protisten), das sind Zellen, denen alle physiologischen Verrichtungen zukommen, die zur Erhaltung des Lebens nötig sind.

Einfachere physiologische Individuen als Zellen sind uns nicht bekannt. Abgetrennte kernlose Protoplasmastücke, isolierte Kerne gehen bald zu Grunde.

2. Zellen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen, als den Gliedern eines Organismus, einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von Zellen anderer Art übernommen sind. Hier bilden viele Zellen zusammen das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nötigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums verteilt. Da in solchen Zellen die besonders ausgebildeten physiologischen Verrichtungen überwiegend oder fast ausschließlich hervortreten, so sind diese Zellen physiologisch einfacher, aber deshalb auch unselbständiger, als einzellige Individuen.

Alle aus vielen physiologisch differenten Zellen bestehenden Organismen entwickeln sich aus undifferenzierten Zellen. Die physiologische Differenzierung ist von einer morphologischen Differenzierung begleitet, die in den verschiedenen Zellarten zum Ausdruck kommt.

Wenn auch infolge der Arbeitsteilung den verschiedenen Zellarten verschiedene Funktionen zukommen, so müssen doch diejenigen physiologischen Verrichtungen allen Zellarten gemeinsam sein, welche gebunden sind an das Zusammenwirken der für alle Zellen charakteristischen Bestandteile. Diese physiologischen Verrichtungen bestehen im allgemeinen in den Vorgängen, die den Wiederersatz der im Stoffwechsel verbrauchten Teile und die Fortpflanzung bezwecken.

Diese Vorgänge werden beherrscht vom Zellkern. Der Zellkern der Geschlechtszellen scheint auch Träger der erblichen Eigenschaften der Organismen zu sein.

Die Sonderung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma ist der morphologische Ausdruck einer physiologischen Arbeitsteilung zwischen dem vorwiegend mit dem Organisationsvermögen ausgestatteten Kern und dem vorwiegend der Reaktion auf äußere Einwirkungen dienenden Protoplasma.

§ 3. Wachstum und Tod. Entstehung und Entwicklung der Lebewesen.

Ueberwiegt in einem Lebewesen die Assimilation und der Ansatz der Assimilationsprodukte über die Dissimilation, so erfolgt **Wachstum** des Organismus; überwiegt die Dissimilation, so erfolgt Körperschwund. Bei vielen Lebewesen überwiegt im Verlaufe ihres Daseins anfangs die Assimilation, der Körper wächst; später läßt das Assimilationsvermögen nach, es kommt zum Körperschwund, der den **physiologischen Tod** oder den Tod an Altersschwäche zur Folge hat.

Ein neues Lebewesen entsteht gegenwärtig nur durch **Fortpflanzung,** d. h. dadurch, daß ein abgetrennter Teil eines schon bestehenden Lebewesens entweder für sich allein oder nach Vereinigung mit einem Teile eines zweiten Lebewesens wächst und sich zu dem neuen Lebewesen entwickelt. Das Leben pflanzt sich vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus fort.

Ueber die Art der Entstehung der ersten Lebewesen auf der Erde, von denen alle späteren abstammen, ist noch nichts bekannt.

Die morphologischen Erscheinungen bei dem Wachstum und der Fortpflanzung sind die Zellvermehrung und Formentwicklung.

Die Zellen vermehren sich durch **Zellteilung.**

Dabei teilt sich der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppierte Teile. Die Kernteilung erfolgt entweder direkt durch Einschnürung des Kernes, oder indirekt dadurch, daß das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken, knäuelförmig gewundenen Faden; dieser Faden wird durch Querteilung in eine Zahl von Segmenten zerlegt, jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes, die andere an der Bildung des anderen Kernes beteiligt. Von bestimmendem Einfluß bei der indirekten Kernteilung sind die Zentralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kernteilung in zwei sogenannte Polkörperchen teilen und durch Fibrillen, die von ihnen ausgehen, die Richtung, in der die Kernfragmente nach der Teilung auseinandergehen, bestimmen. (Näheres in den Lehrbüchern der Histologie.)

Die Fortpflanzung erfolgt entweder dadurch, daß einzelne vom Mutterorganismus durch Zellteilung losgetrennte Zellen oder Zellkomplexe für sich allein selbständig weiter existieren und wachsen (**ungeschlechtliche Zeugung,** Zeugung durch Teilung, Sporenbildung oder Knospung), oder dadurch, daß zwei Zellen, die einem (hermaphroditischen) oder zwei (geschlechtlich verschiedenen) Lebewesen

derselben Art entstammen, sich zu einem Lebewesen vereinigen (**geschlechtliche Zeugung**, Vereinigung von Ei- und Samenzelle).

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ist die **Befruchtung.** Dabei verschmelzen die Kernmassen beider Zellen miteinander. Aus der befruchteten Eizelle wächst der neue Organismus durch Kern- und Zellteilung, verbunden mit Zelldifferenzierung, heran.

Bei manchen Arten von Lebewesen (z. B. Gefäßkryptogamen, Hydromedusen) wechseln Generationen miteinander ab, von denen die eine sich ungeschlechtlich, die andere geschlechtlich fortpflanzt (Generationswechsel).

Parthenogenese nennt man die Entwicklung unbefruchteter Eier, die z. B. bei Insekten vorkommt. Künstliche Parthenogenese läßt sich bei Eiern von manchen Seeigelarten, Würmern u. a. hervorrufen durch gewisse Einwirkungen (Wasserentziehung, Temperaturänderung, Schütteln).

Die Formentwicklung des einzelnen Lebewesens (**Ontogenese**) erfolgt so, daß der aus der einfachen Zelle oder der vereinigten Ei- und Samenzelle entstehende Tochterorganismus sich zu einer dem Mutterorganismus gleichen oder wenigstens sehr ähnlichen Form entwickelt. Der Mutterorganismus überträgt durch **Vererbung** seine Eigenschaften auf den Tochterorganismus.

Die gegenwärtig existierenden Arten von Organismen haben nicht vom Beginn der Existenz des Lebendigen an schon bestanden, sondern sind durch Entwicklung aus einfacheren Formen von Lebewesen im Laufe der Zeit hervorgegangen (Entwicklung der Art, **Phylogenese**).

Die Ursache der Formentwicklung liegt in der Variabilität des Baues und der Funktionen der lebendigen Gebilde, d. h. im Grunde in der quantitativen und qualitativen Veränderlichkeit des Energie- und Stoffwechsels. Die Ursache dieser Variabilität ist nicht bekannt.

Das Prinzip, aus dem die Selektionstheorie Darwins die Entstehung der Arten auf Grund der Variabilität erklärt, ist das der „natürlichen Auslese im Kampfe ums Dasein". Die Individuen einer Generation bestimmter Art unterscheiden sich infolge der Variabilität durch geringfügige Verschiedenheiten in ihrem Bau und ihren Funktionen. Den Kampf ums Dasein, den diese Individuen mit feindlichen Naturgewalten und anderen Lebewesen führen, überstehen diejenigen Individuen am besten, die dazu die günstigsten Eigenschaften haben. Diese Individuen sind daher am ehesten zu weiterer Existenz und zur Zeugung von Nachkommen auserlesen, auf welche sie die günstigen Eigenschaften vererben. Eine solche Auslese durch viele Generationen hindurch bringt schließlich Organismen hervor, die jene Eigenschaften so stark entwickelt besitzen, daß sie von ihrem Stammorganismus wesentlich verschieden sind.

Die dauernde Auslese der günstigsten Variationen führt zur Ausbildung solcher Wesen, die den äußeren Bedingungen in hohem Grade angepaßt sind. So entsteht die **Zweckmäßigkeit,** die uns an vielen Organismen und Organen auffällt.

Die Darwinsche Theorie erklärt wohl die Entstehung der Arten auf Grund der Vererbung und Variabilität, über die Ursache der Vererbung

und Variabilität selbst, d. h. über die wesentlichste Vorbedingung zum Entstehen der Arten gibt sie aber keinen Aufschluß; sie reicht deshalb allein nicht zur Erklärung der Phylogenese aus, und vielleicht sind sogar neben Vererbung, Variabilität und natürlicher Zuchtwahl noch andere äußere und innere Ursachen bei der Phylogenese wirksam.

Nach einer anderen Theorie (Lamarckismus) soll, wenn auf die Nachkommen eines Lebewesens durch viele Generationen hindurch Einflüsse stetig in gleichem Sinne verändernd einwirken, eine Aenderung des Baues und der Funktionen resultieren können, die erblich wird und so zum Entstehen einer neuen Art führt.

Von einigen Autoren wird auch angenommen, daß von vornherein eine gewisse Tendenz in der lebendigen Substanz zur Entwicklung und zur Vervollkommnung vorhanden sei.

§ 4. Körperliches Leben und Seelenleben.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die objektiv nachweisbaren Lebensvorgänge zu erforschen. Es gibt außer den objektiv nachweisbaren Lebensvorgängen aber noch solche, die bloß subjektiv wahrzunehmen sind, das sind die Vorgänge des Seelenlebens, die Bewußtseinserscheinungen. Erforschung des Seelenlebens ist Aufgabe der Psychologie.

Psychische Vorgänge sind stets begleitet und abhängig von physiologischen Vorgängen im Zentralnervensystem. Es fällt natürlich der Physiologie die Aufgabe zu, das Wesen der physiologischen Vorgänge zu untersuchen, die mit psychischen verknüpft sind. Deshalb kann der Physiologe in der Lehre vom Zentralnervensystem und von den Sinnesorganen die Tatsachen der Psychologie nicht unberücksichtigt lassen, wenn es auch nicht seine Aufgabe ist, die psychischen Erscheinungen zu erklären.

Entsprechend den Hauptlebenserscheinungen teilen wir die Physiologie des Menschen ein in:

1. die Lehre vom Stoffwechsel;
2. die Lehre vom Umsatz und von der Auslösung der Energie;
3. die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

---

1. Teil. Stoffwechsel.

Die brennbaren Bestandteile des menschlichen Körpers werden fortwährend chemisch verändert, indem sie gespalten werden und unter Zutritt des eingeatmeten Sauerstoffs verbrennen.

Die Verbrennungsprodukte werden aus den Geweben, in denen die Verbrennungen vor sich gehen, durch den Blut- und Lymphkreislauf entfernt und aus dem Körper ausgeschieden, und zwar die Kohlensäure gasförmig durch die Lungen, die anderen Verbrennungsprodukte durch Drüsen.

Damit der Körper auf seinem Bestande bleibt, muß ihm immer neues Brennmaterial zugeführt werden. Das geschieht durch die Zufuhr der Nahrungsstoffe, die durch die Verdauung aufnahmefähig gemacht und nach der Resorption durch das Blut den Geweben zugeführt und assimiliert werden.

Die Lehre vom Stoffwechsel umfaßt demnach folgende Teile der Physiologie:

1. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers;
2. Blut, Lymphe, Blutbewegung, Atmung;
3. Ernährung, Verdauung, Resorption und Assimilation der verdauten Nahrungsstoffe;
4. Ausscheidung der Verbrennungsprodukte.

Kapitel I. Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers.

Der menschliche Körper besteht aus 15 Elementen, nämlich:

1. **Kohlenstoff** (als Grundlage aller organischen Verbindungen und in der Kohlensäure),

2. **Wasserstoff** und 3. **Sauerstoff** (hauptsächlich im Wasser, sowie auch in den organischen Verbindungen; für die physiologische Verbrennung ist von besonderer Bedeutung der freie im Blutplasma gelöste und der an den roten Blutfarbstoff locker gebundene Sauerstoff),

4. **Stickstoff** und 5. **Schwefel** (in den Eiweißstoffen und ihren Stoffwechselprodukten),

6. **Phosphor** (hauptsächlich in den phosphorsauren Salzen der Knochen, in einer Eiweißart, den Nucleïnen, sowie in dem fettähnlichen Lecithin und Protagon),

7. **Eisen** (im roten Blutfarbstoff und in seinen Zersetzungsprodukten),

8. **Natrium** (hauptsächlich in den Salzen der Gewebeflüssigkeiten),

9. **Kalium** (hauptsächlich in den Salzen der Gewebezellen),

10. **Calcium** und 11. **Magnesium** (hauptsächlich in den Salzen der Knochen),

12. **Chlor** (meist an Natrium gebunden in den Gewebeflüssigkeiten, ferner in der Salzsäure des Magensaftes),

13. **Jod** (im Jodothyrin der Schilddrüse),

14. **Fluor** (im Fluorcalcium des Zahnschmelzes),

15. **Silicium** (in unbekannten Verbindungen der Haare).

Andere Elemente, die gelegentlich in Spuren im Körper zu finden sind, sind als zufällige Bestandteile anzusehen.

Die ersten sieben der aufgezählten Elemente heißen die organogenen Elemente, weil sie die organischen Verbindungen unseres Körpers bilden.

Die im menschlichen Körper vorkommenden chemischen Verbindungen lassen sich vom physiologischen Gesichtspunkte aus in folgende drei Gruppen teilen:

1. Anorganische Verbindungen, die durch die Lebensvorgänge nicht so verändert werden, daß sie dem Körper als Energiequelle für seine Leistungen dienen könnten (Wasser, Salze).

Ihre Bedeutung für das Leben liegt vorwiegend in ihren physikalischen Eigenschaften; sie beteiligen sich zwar auch an chemischen Umsetzungen, doch wird dabei niemals nutzbare Energie gewonnen.

2. Organische Verbindungen, die als Energiequelle für den Organismus dienen (Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate).

Die in ihnen enthaltene chemische Energie wird bei ihrer physiologischen Verbrennung in kinetische Energie umgesetzt und befähigt den Organismus zu seinen Leistungen.

3. Verbindungen, die bei der physiologischen Verbrennung entstanden und zur Ausscheidung aus dem Körper bestimmt sind (Kohlensäure, Harnstoff und andere).

§ 1. Anorganische Verbindungen des Körpers.

1. **Wasser**, H_2O,

ist in großen Mengen, zu 65—70%, im menschlichen Körper vorhanden.

Der Wassergehalt der meisten Gewebe und des Blutes beträgt 70 bis 80%; einen geringeren Gehalt haben Knochen (50%) und Fettgewebe (15%), einen größeren Lymphe (94%), Glaskörper (98,7%) und Cerebrospinalflüssigkeit (99%).

Die physiologische Bedeutung des Wassers ist folgende:

a) es ermöglicht den Transport der in ihm gelösten oder suspendierten Körper;

b) es vermittelt die Diffusion, die elektrolytische Spaltung und die chemische Wechselwirkung der in ihm gelösten Stoffe;

c) es ist das Quellungsmittel, das den für die Gewebe eigentümlichen festweichen Aggregatzustand bedingt;

d) es dient der Temperaturregulation, indem es durch Verdunsten auf der Haut und der Nasenschleimhaut dem Körper Wärme entzieht;

e) es beteiligt sich an chemischen Prozessen, z. B. bei der hydrolytischen Spaltung und anderen;

f) Wasser ist auch Produkt der Verbrennung organischer Substanzen (siehe S. 29).

2. **Salze.**

Die im menschlichen Körper enthaltenen Salze sind nach ihrem Vorkommen einzuteilen in:

a) Salze, die vorwiegend in den **Gewebeflüssigkeiten** (Blut, Lymphe u. a.) enthalten sind.

Diese Salze sind, wie alle gelösten Elektrolyte, mehr oder weniger ionisiert, d. h. in elektrisch gegensätzlich geladene Ionen, Kationen und Anionen, gespalten.

Die wichtigsten dieser Salze sind:

Natriumchlorid (Kochsalz, NaCl), in den Gewebeflüssigkeiten zu 0,6 %, und zwar zu $^4/_5$ ionisiert enthalten. Es dient zur Lösung gewisser Eiweißkörper (Globulin) und schafft den osmotischen Druck der Körpersäfte, der dem osmotischen Druck der Zellen das Gleichgewicht hält, dadurch verhindert es den Eintritt von Wasser in die Zellen. In reinem Wasser sterben alle Gewebezellen unter Quellung rasch ab; bei der Untersuchung lebender Gewebe kommt deshalb die sogenannte physiologische Kochsalzlösung zur Verwendung; diese ist 0,6 %ig für Kaltblüter und 0,9 %ig für Warmblüter.

Aus Kochsalz wird auch von den Magendrüsen die Salzsäure des Magensaftes gebildet.

Natriumkarbonat (Soda, Na_2CO_3), in den Gewebesäften zu 0,2—0,3 % enthalten, verleiht diesen Säften ihre basische Natur.

Natriumbikarbonat, $NaHCO_3$, der Träger der bei der physiologischen Verbrennung entstandenen Kohlensäure (siehe Kapitel V).

Natriumsalze sind auch notwendig zur Erhaltung der Erregbarkeit der Muskeln und Nervenfasern.

Saures Calciumkarbonat, $Ca(HCO_3)_2$, hat auch Bedeutung als

Kohlensäureträger für den Gaswechsel bei der Atmung und ist beteiligt bei der Blutgerinnung.

Lösliche Kalksalze zusammen mit Natriumsalzen sind ferner notwendig zur Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenzellen und Nervenendorgane.

b) Salze, die vorwiegend in den **Gewebezellen** enthalten sind; sie bedingen hier den osmotischen Druck:

Kaliumchlorid, KCl, ist in den Zellen die wichtigste Chlorverbindung.

Kaliumphosphat (wahrscheinlich sekundäres Orthophosphat, K_2HPO_4) ist ein wichtiger Bestandteil aller Zellen; fraglich ist, ob es nur im Zellsaft gelöst oder zum Teil auch an die organisierten Bestandteile der Zellen gebunden ist.

c) Salze, die hauptsächlich in den **Knochen** vorkommen, und zwar:

Neutrales Calciumphosphat, $Ca_3(PO_4)_2$, der mineralische Hauptbestandteil des Skeletts, von dem es etwa ein Fünftel des Gewichts ausmacht.

Neutrales Calciumkarbonat, $CaCO_3$, gehört zu den Salzen der Knochen, bildet ferner die Gehörsteinchen, den Gehirnsand.

Magnesiumkarbonat und -phosphat, $MgCO_3$ und $Mg_3(PO_4)_2$, finden sich in den Knochen und auch sonst als Begleiter der Kalksalze, treten aber der Menge nach gegen die Kalksalze zurück.

Nur in den Muskeln und in der Thymus sind mehr Magnesiumsalze, als Kalksalze enthalten.

Die Salze des Körpers können vielfach nur durch Verbrennen der Organe für die chemische Analyse zugängig gemacht werden. Verbrennt man ein Organ, so bleibt **Asche** zurück; diese enthält

1. Salze, die schon als solche ursprünglich in dem Organ vorhanden waren (Chloride, neutrale Karbonate und Phosphate).
2. Salze, die beim Veraschen aus anderen Salzen entstehen. (Neutrale Karbonate entstehen z. B. aus sauren.)
3. Salze, die durch Verbrennen organischer Substanzen entstehen. (Ein Teil der Sulfate und Phosphate entsteht durch Verbrennen von Eiweiß und Lecithin.)
4. Eisenoxyd, das dem Blutfarbstoff entstammt.

Die Gesamtasche des Körpers beträgt 5% des Körpergewichts; hiervon entfallen $^4/_5$ auf die Asche des Skeletts, $^1/_{10}$ auf die der Muskeln. Hauptsächlich sind in der Asche Phosphate enthalten (Calciumphosphat der Knochen), weniger Chloride (Natriumchlorid) und Karbonate, in geringen Mengen Sulfate und Eisenoxyd.

Der Aschengehalt der Knochen beträgt 25%, der meisten anderen Organe 0,7—1,5%; er schwankt je nach Alter, Ernährungszustand u. a.

Durch Dialyse gewinnt man oft ein richtigeres Bild vom Salzgehalt als durch Veraschen.

3. Von freien anorganischen Säuren kommt vor:

1. **Salzsäure,** aus Chlornatrium gebildet und durch die Magendrüsen in den Magensaft abgesondert.

2. **Kohlensäure,** im Wasser des Organismus gelöst (siehe auch S. 59).

§ 2. Organische energieliefernde Verbindungen des Körpers.

I. Die Kohlehydrate.

Ihr Name hat keine Beziehung zu ihrer chemischen Konstitution, sondern sagt nur aus, daß in ihnen Kohlenstoff und außerdem Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Verhältnis wie im Wasser vorkommen. Sie enthalten im Mittel 42,1% Kohlenstoff, 6,4% Wasserstoff. 51,5% Sauerstoff.

Die Kohlehydrate werden eingeteilt in Monosaccharosen, Disaccharosen und Polysaccharosen.

Die ersten beiden heißen auch Zucker, sie schmecken mehr oder weniger süß, sind löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether, sie kristallisieren und diffundieren. Die Polysaccharosen sind in Wasser unlöslich oder geben nur kolloidale Lösungen, sie diffundieren nicht und kristallisieren nicht.

Die physiologisch wichtigsten **Monosaccharosen** sind die **Hexosen** ($C_6H_{12}O_6$), d. s. Pentaoxyaldehyde (Aldehydzucker, Aldohexosen), und Pentaoxyketone (Ketonzucker, Ketohexosen) mit je 6 Atomen Kohlenstoff im Molekül, und von der Strukturformel:

Aldehydzucker : $CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . CHOH . \mathbf{COH}$
Ketonzucker: $CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . \mathbf{CO} . CH_2OH.$

Es gibt auch Monosaccharosen mit mehr oder weniger als 6 Atomen Kohlenstoff im Molekül; von diesen kommen noch die Pentosen (mit 5 Atomen Kohlenstoff) in der Nucleïnsäure chemisch gebunden und in pathologischen Fällen im Harn auch frei vor.

Synthetisch sind die Monosaccharosen darzustellen durch Kondensation von Formaldehyd, CH_2O, oder von Glycerinaldehyd, $C_3H_6O_3$.

Eigenschaften der Hexosen:

1. Sie sind **optisch aktiv,** d. h. ihre Lösungen drehen die Ebene des polarisierten Lichtes; von den physiologisch wichtigen drehen die meisten nach rechts, nur Fruchtzucker dreht nach links (daher Lävulose genannt).

Die optische Aktivität ist bedingt durch asymmetrische Kohlenstoffatome, d. s. Kohlenstoffatome, deren 4 Valenzen durch 4 verschiedene Radikale oder Atome gebunden sind.

2. Die Hexosen werden, wie alle Aldehyde und Ketone, leicht oxydiert.

Dabei entstehen aus den Aldohexosen zuerst einbasische, dann zweibasische Säuren, aus den Ketohexosen aber sogleich Substanzen von weniger Kohlenstoffatomen im Molekül.

Auf der Oxydierbarkeit der Zucker beruht ihr Nachweis durch die **Reduktionsproben,** von denen die wichtigsten sind:

a) **Trommersche Probe**: Zuckerlösung mit Natronlauge und Kupfersulfat versetzt und gekocht gibt einen ziegelroten oder gelben Niederschlag, indem das aus dem Kupfersulfat entstandene Kupferoxydhydrat zu unlöslichem rotem Kupferoxydul oder gelbem Kupferoxydulhydrat reduziert wird.
b) **Böttgersche Probe**: Basisch salpetersaures Wismutoxyd, mit Zucker in alkalischer Lösung erwärmt, wird zu metallischem Wismut reduziert (schwarzer Niederschlag).

3. Die Hexosen verbinden sich, wie Aldehyde und Ketone, in essigsaurer Lösung mit Phenylhydrazin ($H_2N.NH.C_6H_5$) unter Abspaltung von Wasser und Wasserstoff zu **Osazonen**.

Diese sind durch Kristallform und Schmelzpunkt wohlcharakterisierte Verbindungen, die zum Nachweis der Zucker dienen können.

4. Durch Hefepilze werden fast alle in der Natur vorkommenden Hexosen in Alkohol und Kohlensäure zerlegt (**Alkoholgärung**):

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2,$$

durch Spaltpilze (Bacterium lactis) die meisten in Milchsäure (Milchsäuregärung).

Verbindungen der Hexosen:

a) mit Basen heißen Saccharate. Die Bleisaccharate sind in Ammoniak unlöslich und dienen daher zur Fällung der Zucker;
b) mit Alkoholen, Phenolen, Aldehyden, organischen Säuren heißen Glykoside; sie zerfallen leicht durch Kochen mit Säuren oder durch Einwirkung mancher Fermente unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten.

Es gibt im ganzen 32 isomere Hexosen, von denen aber nur wenige in der Natur vorkommen.

Die im menschlichen Körper hauptsächlich vorkommende Hexose ist der Traubenzucker.

Galaktose kommt nicht als solche, aber als Bestandteil des Milchzuckers (siehe unten) vor, Fruchtzucker findet sich nur in Spuren.

Der **Traubenzucker** (Glykose oder Dextrose) ist der Aldehyd des Sorbits, eines sechswertigen Alkohols.

Traubenzucker ist optisch rechtsdrehend (daher Dextrose genannt), er unterliegt der Alkoholgärung; er bildet mit Phenylhydrazin das in Büscheln kristallisierende, bei 204° C. schmelzende Phenylglykosazon:

$$CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . C(NNHC_6H_5) . CH(NNC_6H_5).$$

Traubenzucker kommt in spärlichen Mengen im Blut und in der Lymphe vor. Meist in Form des Traubenzuckers werden die Kohlehydrate im Körper durch den Blutkreislauf von einem Ort zum anderen transportiert (aus dem Darm in die Leber, von da zu den Geweben, wo die physiologische Verbrennung stattfindet). Pathologisch kommt er, oft sehr reichlich, im Harn vor (Diabetes mellitus).

Inosit ($C_6H_{12}O_6$), eine süßschmeckende Substanz, gehört nicht zu den Zuckern, denn er hat eine ringförmig geschlossene Kohlenstoffkette: sechs zu einem Ring gruppierte Gruppen — CH(OH) —, und ist daher Hexahydrohexaoxybenzol. Inosit findet sich in Muskeln, seine physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Die **Disaccharosen** oder Hexobiosen, $C_{12}H_{22}O_{11}$, sind Verbindungen, deren Molekül durch Vereinigung zweier Moleküle Monosaccharose gleicher oder ungleicher Art unter Wasseraustritt entsteht:

$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 = C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O.$$

Hierher gehören:

Rohrzucker (Saccharose) = Traubenzucker + Fruchtzucker;
Milchzucker (Laktose) = Traubenzucker + Galaktose;
Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Durch Kochen mit Säuren, durch invertierende Fermente werden diese Zucker unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten zerlegt. Sie sind optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reduzieren sie auch und bilden besondere Osazone. Die Doppelzucker unterliegen nicht direkt der Hefegärung.

Der **Milchzucker** ist ein spezifisches Produkt des Tierkörpers; er entsteht durch die Tätigkeit der Milchdrüsenzellen und kommt nur in Milch vor.

Er schmeckt wenig süß, löst sich etwas schwerer in Wasser als die anderen Zucker; er wird durch Bacterium lactis gespalten (Milchsäuregärung), ferner durch den Kefirpilz, welch letzterer auch eine Alkoholgärung bewirkt.

Rohrzucker hat Bedeutung als Nahrungsmittel, **Malzzucker** entsteht bei der Verdauung der Stärke.

Die **Polysaccharosen** sind Verbindungen, deren Molekül durch Vereinigung vieler Moleküle der einfachen Zucker, vorwiegend des Traubenzuckers, unter Wasseraustritt entsteht. Ihre allgemeine Formel ist $n(C_6H_{12}O_6) - (n-1)H_2O$, worin n die noch unbekannte Zahl der Monosaccharose-Moleküle bedeutet, die im Polysaccharose-Molekül vereinigt sind. Ist n sehr groß, so ist die Formel annähernd $n(C_6H_{10}O_5)$.

Hierher gehören: Vegetabilische Stärke (Amylum), tierische Stärke (Glykogen), Dextrine, Cellulose, Gummi.

Die Polysaccharosen sind teils unlöslich in Wasser (Cellulose), teils quellen sie darin zu klebrigen Flüssigkeiten (Stärke, Gummi), teils sind sie löslich, diffundieren aber nicht und werden durch Alkohol gefällt (Glykogen, Dextrine). Sie sind optisch rechtsdrehend, reduzieren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine) und geben keine Hefegärung. Kochen mit starken Mineralsäuren spaltet sie in Monosaccharosen; manche Fermente (Diastase, Ptyalin) zerlegen sie in Disaccharosen. Mit Jod geben die meisten Polysaccharosen Farbenreaktionen: Stärke blau, Glykogen braunrot, Dextrin blau oder rot, Cellulose nach Behandeln mit konz. Schwefelsäure blau.

Von den Polysaccharosen kommt im menschlichen Körper nur das **Glykogen** vor; es findet sich vorwiegend in der Leber und in den Muskeln, und entsteht da durch die anhydrische Vereinigung vieler Moleküle Dextrose. Glykogen zerfällt beim Kochen mit Säuren nur in Dextrose.

Die resorbierte Lävulose und Galaktose werden erst in Dextrose umgewandelt und dann auch zur Glykogenbildung benützt.

Glykogen löst sich in Wasser mit starker Opalescenz, es wird durch Alkohol ausgefällt. Es gibt mit Jod eine braunrote Färbung, die beim Erhitzen verschwindet, bei Abkühlen wieder auftritt. Fermente (Diastase, Ptyalin) spalten es unter Wasseraufnahme und Bildung von Dextrinen als Zwischenprodukten in Maltose.

Zweck der Glykogenbildung im Tierkörper ist die Aufspeicherung von Kohlehydraten in einer für die gegebenen Verhältnisse unlöslichen Form (gerade so wie Kohlehydrate in der Pflanze als Stärke aufgespeichert werden).

Stärke und Dextrine haben Bedeutung als Nahrungsmittel, Cellulose ist Grundsubstanz der Holzfasern. Ein der Cellulose nahestehendes Kohlehydrat findet sich in den Hüllen der Tunicaten.

2. Die Fette

sind im Mittel zusammengesetzt aus 76,0 % Kohlenstoff, 12,5 % Wasserstoff, 11,5 % Sauerstoff; sie sind Fettsäureester des Glycerins. Die wichtigsten Fettsäuren, die sich an dieser Esterbildung beteiligen, sind:

Palmitinsäure: $C_{15}H_{31}COOH$; Stearinsäure: $C_{17}H_{35}COOH$;
Oleïnsäure: $C_{17}H_{33}COOH$.

Das Glycerin ist ein dreiwertiger Alkohol, der drei Moleküle Fettsäure binden kann:

$$C_3H_5(OH)_3 + 3\,C_{15}H_{31}COOH = C_3H_5(O(C_{16}H_{31}O))_3 + 3\,H_2O.$$

Die Glycerinester der Palmitin-, Stearin- und Oleïnsäure heißen Palmitin, Stearin und Oleïn, und die Mischung dieser drei ist das Fett in gewöhnlichem Sinn.

Stearin schmilzt bei 71,5°, Palmitin bei 62°, Oleïn bei 0°. Je nach dem Mischungsverhältnis von Stearin und Palmitin einerseits, Oleïn anderseits sind die natürlichen Fette bei gewöhnlicher Temperatur fest, wie der Talg und die Butter, oder sie sind flüssig und heißen dann Oele.

In geringen Mengen kommen in tierischen Fetten auch noch die Glyceride der Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Kapronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Kaprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Kaprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) und Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$) vor.

Die Fette sind unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heißem Alkohol und in Aether. Stearin und Palmitin erstarren nach dem Schmelzen in Nadeln kristallisierend. Beim Erhitzen geben die Fette

das widerlich riechende Akroleïn, ein Zersetzungsprodukt des Glycerins. Mit Osmiumsäure färben sich die oleïnreichen Fette schwarz.

Beim Kochen mit Laugen, besonders leicht in alkoholischer Lösung, ferner unter dem Einfluß mancher Fermente (Steapsin des Pankreassaftes) zerfallen die Fette unter Wasseraufnahme in Glycerin und freie Fettsäuren; letztere verbinden sich mit dem vorhandenen Alkali zu fettsauren Salzen, den Seifen (Natronseife: feste Seife; Kaliseife: Schmierseife).

Sind die Fette ranzig, d. h. enthalten sie freie Fettsäuren, so werden sie, wenn flüssig oder geschmolzen mit Wasser und wenig Soda gemischt, emulgiert, d. h. staubfein verteilt, so daß eine milchige Flüssigkeit entsteht. Da die Emulgierung an die Anwesenheit von Seifen geknüpft ist, die durch Bindung der freien Fettsäuren an Alkali entstehen, so emulgiert ganz neutrales Fett nicht.

Fette kommen fast überall im Körper vor, meist in Zellen abgelagert. Der Fettgehalt der Gewebe ist abhängig vom Ernährungszustand.

Im mageren Fleisch findet man z. B. wenig über 1 % Fett, während der Fettgehalt des Fleisches gemästeter Tiere über 30 % betragen kann. Besonders mächtige Fettlager sind: das Unterhautzellgewebe, das Mesenterium und das Knochenmark (Fettgewebe) die bis zu 80 % Fett enthalten können.

Die physiologische Bedeutung der Fette ist folgende:

a) Sie dienen bei ihrer physiologischen Verbrennung als Energiequelle.

b) Sie schützen als schlechte Wärmeleiter im Panniculus adiposus den Körper vor starker Abkühlung.

c) Sie dienen als Schutzhüllen und Widerlager für empfindliche Organe (Augen, Nieren).

Zu den Fetten in naher Beziehung stehen die Cholesterine und Lecithine.

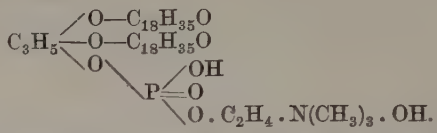
Cholesterin ist ein einwertiger Alkohol unbekannter Konstitution, von der empirischen Formel $C_{27}H_{43}(OH)$.

Es kristallisiert in rhombischen Tafeln, ist löslich in heißem Alkohol und Aether. Mit konz. Schwefelsäure und wenig Jodlösung angefeuchtet färben sich die Cholesterinkristalle blau, grün und rot.

Cholesterin kommt überall im Organismus vor, hauptsächlich in der Gehirn- und Nervensubstanz, ferner in der Galle. Mit Fettsäuren bildet es durch Laugen schwer verseifbare Ester, die in geringen Mengen überall im Körper verbreitet sind; diese Ester dienen auch zu Haut- und Haarfetten (Lanolin), wozu sie sich besonders eignen, weil sie nicht ranzig werden.

Lecithine sind esterartige Verbindungen der Glycerinphosphorsäure mit zwei Fettsäureradikalen einerseits und einer Ammoniumbase, dem Cholin, anderseits. Cholin ist Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd.

Das Stearinsäurelecithin z. B. hat die Formel:



Lecithin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin zu den sogenannten Myelinfiguren auf; es ist löslich in Alkohol und Aether; es hat wachsartige Konsistenz und zeigt nur bei sehr niedriger Temperatur undeutliche Kristallisation. Mit Säuren und Alkalien gekocht wird es zerlegt in Fettsäure, Phosphorsäure und Cholin.

Aus dem Cholin entsteht durch Reduktion das Neurin, durch Oxydation das Muskarin. Cholin, Neurin und Muskarin sind giftig.

Lecithin ist, vielleicht teilweise an Eiweiß gebunden, Bestandteil aller tierischen Zellen. In größeren Mengen kommt es im Gehirn, Rückenmark, Nervenmark und Vogeleidotter vor. Das Lecithin im Nervensystem ist nicht, wie das Fett im Fettgewebe, als Reservematerial für die physiologische Verbrennung abgelagert, denn es schwindet nicht im Hunger.

Protagon, ein phosphor- und stickstoffhaltiger Körper unbekannter Konstitution, Bestandteil aller Zellen, hauptsächlich der Nerven, hat ähnliche Eigenschaften und liefert ähnliche Zersetzungsprodukte, wie Lecithin. Dem Protagon verwandt scheint das in der Leber und anderen Organen gefundene phosphorhaltige Jekorin zu sein. Die physiologische Bedeutung dieser Substanzen ist unbekannt.

Cholesterin, Lecithin und Protagon werden Zelllipoide genannt: auf dem Gehalt an einem Gemisch dieser Lipoide beruht die allen lebenden Zellen eigentümliche Semipermeabilität, d. i. ihre Eigenschaft, nur solche Stoffe, die in einem geschmolzenen Gemisch der Zelllipoide löslich sind, durch einfache Osmose in sich aufzunehmen und durch sich hindurchzulassen.

Zu den fettartigen Körpern gehören auch noch einige als Pigmente im Körper abgelagerte Farbstoffe, die Chromophane oder Lipochrome genannt werden.

3. Die Eiweißstoffe.

Sie haben ihren Namen von ihrem Vorkommen im Weißen des Hühnerei.

Von rein chemischem Gesichtspunkte ist der Begriff Eiweiß gegenwärtig noch nicht genau zu definieren. Von physiologischem Gesichtspunkte läßt sich eine Definition geben: Eiweiß ist diejenige chemische Verbindung, die allein im stande ist, dem höheren tierischen Organismus in der Nahrung zugeführt, die im Stoffwechsel verbrauchte stickstoffhaltige Organsubstanz zu ersetzen.

Unter den Eiweißstoffen sollen aber im folgenden auch die eiweißähnlichen Körper (Albuminoide) aufgezählt werden, die nicht Eiweiß in physiologischem, aber wohl in chemischem Sinne sind.

A. Elementare Zusammensetzung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe enthalten: Kohlenstoff 50—55 %, Wasserstoff 6,5—7,3 %, Stickstoff 15—17 %, Sauerstoff 19—24 %, Schwefel 0,3—2,4 %.

Außerdem kommen noch Phosphor, Eisen, Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium vor, ohne aber notwendige Bestandteile der Eiweißstoffe zu sein, denn sie sind für sich allein oder mit anderen Elementen an das schon vollständige Eiweißmolekül gebunden. Die Mineralbestandteile bleiben beim Verbrennen als Asche zurück.

B. Spaltungsprodukte und Konstitution des Eiweiß.

Eiweiß wird durch Kochen mit Laugen oder Säuren, sowie durch Fäulnis zersetzt. Dabei entstehen folgende Spaltungsprodukte:

1. bei sehr weitgehender Spaltung: Ammoniak, Kohlensäure. Essigsäure, Oxalsäure, Phenol, Indol, Skatol;

2. bei weniger weitgehender Spaltung: **Aminosäuren**, von denen die wichtigsten sind:

a) Monoaminosäuren der Fettreihe:

α) einbasische:

Glykokoll oder **Glyzin**, Aminoessigsäure, $NH_2 . CH_2 . COOH$, kommt besonders unter den Spaltungsprodukten des Leims vor.

Alanin, Aminopropionsäure, $CH_3 . CH(NH_2) . COOH$.

Serin, Aminoäthylenmilchsäure, $CH_2(OH) . CH(NH_2) . COOH$.

Leucin, Aminokapronsäure, $(CH_3)_2 : CH . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, kristallisiert in radiär gestreiften Kugeln (Leucinkugeln).

β) zweibasische:

Asparaginsäure, Aminobernsteinsäure, $COOH . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, ist als Amid (Asparagin) in Pflanzen viel verbreitet.

Glutaminsäure, Aminoglutarsäure, $COOH . CH_2 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$.

b) Monoaminosäuren der Benzolreihe:

Tyrosin, Oxyphenylaminopropionsäure, $OH . C_6H_4 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, färbt sich mit Millons Reagens rot, kristallisiert in büschelförmigen Kristallaggregaten,

c) Diaminosäuren der Fettreihe:

Ornithin, Diaminovaleriansäure, $CH_2(NH_2) . (CH_2)_2 . CH(NH_2) . COOH$.

Lysin, Diaminokapronsäure, $CH_2(NH_2) . (CH_2)_3 . CH(NH_2) . COOH$.

d) Aminosäure mit Guanidinkern:

Arginin, Guanidinaminovaleriansäure:

$$NH_2 . C(NH) . NH . CH_2 . CH_2 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH.$$

e) Aminosäure mit Imidazolkern:

Histidin, Imidazolaminopropionsäure, $(C_3N_2H_3) . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$.

Lysin, Arginin und Histidin werden auch Hexonbasen genannt, weil sie 6 Atome Kohlenstoff im Molekül haben und weil sie wegen ihres Gehaltes an mehreren $— NH_2$ oder $= NH$-Gruppen basischen Charakter haben.

f) Aminosäure mit Benzopyrrolkern:

Tryptophan, Indolaminopropionsäure, $(C_8NH_6) . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, eine Substanz, aus der durch Einwirkung von Chlor oder Brom ein roter Farbstoff entsteht, und aus der bei der Eiweißfäulnis das Indol und Skatol gebildet wird.

g) Schwefelhaltige Aminosäure:

Cystin, $HOOC . (NH_2)CH . CH_2 . S . S . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$, Dithio-

diaminodimilchsäure, eine Substanz, die pathologisch auch im Harn vorkommt. Der Schwefel des Eiweiß ist vielleicht noch in anderen Atomkomplexen vorhanden, als in dem des Cystins.

h) Ferner findet sich unter den Spaltungsprodukten des Eiweiß eine Säure mit Pyrrolidinkern:

Pyrrolidinkarbonsäure, Prolin, (C_4NH_8). COOH.

Bei der Fäulnis entstehen aus Eiweiß auch Produkte, die nicht einfache Spaltungsprodukte des Eiweiß, sondern Stoffwechselprodukte der die Fäulnis bedingenden Bakterien sind, Ptomaïne heißen, und teilweise sehr giftig sind.

Die Eiweißstoffe sind durch ihre Zersetzungsprodukte und durch ihr Verhalten Säuren und Basen gegenüber, mit denen sie sich salzartig verbinden, charakterisiert als Kondensationsprodukte verschiedener, teils aliphatischer, teils hexacarbocyclischer, teils heterocyclischer Aminosäuren.

Durch synthetische Verkettung von Aminosäuren erhält man zusammengesetzte Stoffe, die, je nachdem sie zwei oder mehrere Aminosäuregruppen verkettet enthalten, **Dipeptide** oder **Polypeptide** genannt werden. Mehrere der synthetisch dargestellten Peptide geben Biuretreaktion; ihre Synthese bildet den ersten Schritt zur Eiweißsynthese. Als Beispiel eines Dipeptides sei erwähnt das Glyzylglyzin: $NH_2 . CH_2 . CO . NH . CH_2 . COOH$.

C. Physikalische Eigenschaften des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe sind meist löslich in Wasser, verdünnten Salzlösungen, schwach alkalischen oder sauren Lösungen, unlöslich in Alkohol und Aether.

Es lösen sich:

in reinem Wasser: Albumine, einige Globuline, Hämoglobin, die meisten Proteosen,

in verdünnter Salzlösung: die meisten Globuline,

in schwach alkalischer Lösung: Mucin, Nucleoproteïde, Kaseïn,

in schwach alkalischer und saurer Lösung: Acidalbumine, Alkalialbuminate.

Unlöslich sind: Fibrin, koaguliertes Eiweiß, die meisten Albuminoide.

Die Eiweißstoffe sind optisch aktiv und zwar meistens linksdrehend.

Sie diffundieren meist schwer oder gar nicht durch tierische und pflanzliche Membranen.

Sie sind zum Teil kristallisierbar, wenn auch schwierig. Kristalle sind bisher erhalten worden von Hämoglobin, Vitellin, Eier- und Serumalbumin, vielen Pflanzeneiweißstoffen.

D. Reaktionen zum Nachweis des Eiweiß.

I. Fällungsreaktionen:

Die Fällungsreaktionen der Eiweißstoffe sind einzuteilen in:

1. Fällungen ohne Veränderung der Löslichkeit des Eiweiß:
   Fällung durch **Aussalzen.**

Die meisten Eiweißstoffe werden durch Sättigung ihrer Lösungen mit Neutralsalzen (Kochsalz, Ammoniumsulfat u. a.) gefällt.

Das Aussalzen beruht hauptsächlich darauf, daß die Salze dem Eiweiß das Lösungsmittel entziehen, jedoch kommen dabei auch chemische Prozesse vor (beim Aussalzen mit Ammoniumsulfat wird Ammoniak frei). Durch vorsichtiges Aussalzen kann man manche Eiweißstoffe zur Kristallisation bringen.

2. Fällungen mit Veränderung der Löslichkeit des Eiweiß:

a) Das Eiweiß geht in eine unlösliche Modifikation über: Fällung durch **Koagulation,** und zwar

α) durch **Erhitzen**, besonders bei schwach angesäuerter Lösung.

Die Koagulationstemperaturen liegen zwischen 50° und 80°; sie sind abhängig von der Art des Eiweiß, von der Konzentration, dem Salzgehalt und der Reaktion der Lösung.

β) durch längere Einwirkung von **Alkohol.**

b) Das Eiweiß bildet unlösliche Verbindungen mit anderen Stoffen.

α) Fällung durch **Schwermetallsalze**: Eisenchlorid, Kupfersulfat, Bleiacetat, Sublimat u. a.; das Eiweiß hat dabei die Rolle einer schwachen Säure.

β) Fällung durch **Mineralsäuren**: Salpetersäure, Metaphosphorsäure, das Eiweiß wirkt dabei als schwache Base.

γ) Fällung durch **Alkaloidreagentien**: Ferrocyanwasserstoffsäure, Gerbsäure, Pikrinsäure, Phosphorwolframsäure, Kaliumquecksilberjodid mit Salzsäure u. a.; das Eiweiß hat dabei auch die Rolle einer schwachen Base.

Die Alkaloidreagentien haben ihren Namen deshalb, weil sie auch auf Alkaloide fällend wirken.

Die Fällungsreaktionen sind bei den verschiedenen Eiweißarten nicht alle in gleicher Weise wirksam.

Durch Hitzekoagulation aus ihren Lösungen fällbar sind z. B. Albumine, Globuline und Hämoglobin, nicht aber Alkalialbuminate, Acidalbumine, Mucin, Kaseïn, Leim, Albumosen und Peptone.

Durch Aussalzen sind fast alle Eiweißarten fällbar, außer Peptonen.

Die Peptone sind überhaupt durch kein anderes Fällungsmittel als durch einige Alkaloidreagentien (Gerbsäure, Phosphorwolframsäure) fällbar.

II. **Farbenreaktionen.**

1. Biuretreaktion. Mit Natronlauge und verdünnter Kupfersulfatlösung färbt sich Eiweißlösung violett oder rosarot.

Biuret, ein Harnstoffderivat, gibt dieselbe Reaktion.

2. Millonsche Reaktion. Salpetrigsäurehaltige Merkurinitratlösung färbt Eiweiß beim Kochen rot nach vorheriger Fällung.

Die Färbung beruht auf den Oxyphenylgruppen im Eiweiß (Tyrosin).

3. Xanthoproteïnreaktion. Mit starker Salpetersäure gekocht färbt sich Eiweiß hellgelb, nach Uebersättigen mit Ammoniak dunkelgelb. Diese Reaktion beruht auf den Benzolkernen im Eiweiß.

4. Adamkiewiczsche Reaktion. In Eisessig gelöst, gibt Eiweiß mit viel konz. Schwefelsäure rotviolette Färbung; sie ist bedingt durch die Tryptophangruppe.

E. Physiologische Bedeutung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe sind die wichtigsten Bestandteile unseres Körpers, da aus ihnen alle Gewebe und Organe aufgebaut sind. Deshalb werden sie auch Proteïnstoffe (von πρωτεύω) genannt. Sie bilden die chemische und physikalische Grundlage der lebendigen Substanz und kommen im Körper teils gelöst, z. B. in Gewebeflüssigkeiten und Zellsäften, teils fest (mehr weniger gequollen), zu Zellen und Geweben organisiert, vor.

Die Eiweißstoffe (Albuminoide ausgeschlossen), mit der Nahrung dem höheren tierischen Organismus zugeführt, vermögen die im Stoffwechsel verbrauchte stickstoffhaltige Organsubstanz zu ersetzen.

Die Eiweißstoffe (Albuminoide inbegriffen) betragen ungefähr ein Sechstel des Körpergewichts.

Etwa die Hälfte der Eiweißstoffe des Körpers entfällt auf die Muskulatur, die rund 20% Eiweiß enthält. Denselben Eiweißgehalt haben Leber, Milz, Blut. Verhältnismäßig wenig Eiweiß, nur etwa 8%, haben Nerven, Gehirn und Rückenmark. Die Knochen enthalten 14% (meist Kollagen), die Haut 24% (auch meist Kollagen); das Fettgewebe enthält nur wenig (kaum 3%) Eiweiß.

F. Einteilung der Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe werden eingeteilt in:

1. Proteïne, 2. Proteïde, 3. Proteosen, 4. Proteoide.

I. Proteïne

sind die in der Natur vorkommenden Eiweißstoffe in engerem Sinne (genuine oder native Eiweißstoffe).

Hierher gehören: die **Albumine** und die **Globuline.**

Die Albumine sind löslich in Wasser, die meisten Globuline nur in verdünnten Salzlösungen. Die Globuline werden leichter als die Albumine gefällt, z. B. schon durch halbe Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat, zum Teil auch durch sehr verdünnte Säuren, selbst durch Einleiten von Kohlensäure in ihre Lösung.

Zu den Albuminen gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Laktalbumin, Muskelalbumin, die sich voneinander unterscheiden durch Fällbarkeit, Koagulationstemperatur und Drehungsvermögen.

Zu den Globulinen gehören: Serumglobulin, Eierglobulin, Fibrinogen, Myosinogen. Aus Fibrinogen, einem Bestandteil des Blutplasmas, entsteht durch Einwirkung des Fibrinferments das unlösliche Fibrin. Myosinogen, ein Bestandteil der Muskeln, gerinnt bei der Totenstarre zu Myosin. Globulinähnliche Eiweißstoffe sind auch die Vitelline im Eidotter, ferner die Histone, welch letztere besonders reich an Hexonbasen sind.

Mit Säuren und Alkalien verbinden sich die Proteïne zu **Syntonin** (Acidalbumin) und **Alkalialbuminat**. Diese sind fällbar durch Neutralisation ihrer Lösungen.

Syntonin, Alkalialbuminat und koaguliertes Eiweiß werden auch im Gegensatz zum genuinen oder nativen Eiweiß als denaturiertes Eiweiß bezeichnet.

Die Proteïne unseres Körpers sind vorwiegend im Blut, in der Lymphe und in den serösen Flüssigkeiten gelöst enthalten und bilden da das Material, aus dem die Gewebe das verbrauchte Eiweiß ergänzen. Sie zirkulieren mit dem Blut und der Lymphe durch den Körper und werden daher zirkulierendes Eiweiß genannt, im Gegensatz zum festgelegten Organeiweiß, oder auch totes im Gegensatz zum lebendigen Eiweiß der Gewebe.

Der Begriff „lebendes Eiweiß" verdankt seine Entstehung der Vorstellung, daß dem Eiweiß der lebendigen Substanz wegen seiner eigenartigen Reaktionsfähigkeit andere chemische Eigenschaften, sogar eine andere chemische Konstitution zukommen müsse, als dem nicht organisierten Eiweiß. Daß ein solcher Unterschied besteht, ist nicht zu bezweifeln, worin er aber besteht, ist unbekannt. Beim Tode wandelt sich lebendiges Eiweiß in totes um.

II. Proteïde

sind Verbindungen von Proteïnen mit meist kompliziert zusammengesetzten Stoffen.

Zu den Proteïden gehören:

1. Verbindungen der Proteïne mit Farbstoffen.

Hämoglobin, der Farbstoff der roten Blutkörperchen, ist die Verbindung eines Eiweißstoffes, des Globins, mit einem eisenhaltigen organischen roten Farbstoff, dem Hämatin. Es hat die elementare Zusammensetzung des Eiweiß und enthält außerdem noch etwa 0,3 % Eisen.

Die Hämoglobine der verschiedenen Tierarten sind alle in Wasser löslich und kristallisieren unmittelbar aus ihren wässerigen Lösungen in verschiedenen Kristallformen.

Mit Sauerstoff bildet das Hämoglobin eine leicht dissoziierbare Verbindung, Oxyhämoglobin genannt, die physiologisch wichtig ist, weil sie zum Sauerstofftransport im Organismus dient.

Das **Oxyhämoglobin,** welches aus dem unter gewöhnlichen Verhältnissen dem Organismus entnommenen Blute erhalten wird, enthält auf 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff oder auf 1 Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. 1 g dieses Hämoglobins bindet 1,34 cm^3 Sauerstoff. Der Sauerstoff ist nur locker gebunden, so daß Oxyhämoglobin leicht wieder in Hämoglobin und freien Sauerstoff zerfällt.

Auch durch faulende Substanzen, durch Schwefelammonium wird Oxyhämoglobin reduziert.

Das normale Blut soll eine größere Sauerstoffmenge binden können, als eine Hämoglobinlösung von demselben Gehalt an Hämoglobin, wie das Blut. Das im kreisenden Blute in den roten Blutkörperchen enthaltene Hämoglobin hat jedoch eine innerhalb gewisser Grenzen veränderliche Aufnahmefähigkeit für Sauerstoff.

Oxyhämoglobin in stark verdünnter Lösung hat zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün des Spektrums, zwischen den Fraunhoferschen Linien D und E, reduziertes Hämoglobin nur einen breiten Streifen auch im Gelbgrün.

Methämoglobin ist eine festere Verbindung von Hämoglobin mit Sauerstoff. Es entsteht durch Einwirkung von Ferricyankalium auf Hämoglobin; durch Schwefelammonium wird es zu Hämoglobin reduziert. Es hat vier Absorptionsstreifen, darunter einen charakteristischen im Rot.

Hämoglobin verbindet sich auch mit Kohlenoxydgas. **Kohlenoxydhämoglobin** ist oft Ursache von Todesfällen. Kohlenoxyd hat größere Verwandtschaft zum Hämoglobin als Sauerstoff, es verdrängt deshalb den Sauerstoff aus dem Hämoglobin und verhindert so die Bildung des zum Leben unentbehrlichen Oxyhämoglobins. Kohlenoxydhämoglobin ist in Lösung kirschrot, hat ein ähnliches Spektrum wie das Oxyhämoglobin, seine beiden Absorptionsstreifen gehen aber nach Zusatz von Schwefelammonium nicht in den einen Streifen des reduzierten Hämoglobins über. Mit starker Natronlauge gibt Kohlenoxydhämoglobin einen hellroten Niederschlag.

Auch mit Kohlensäure verbindet sich das Hämoglobin zu Karbohämoglobin, doch wird dadurch das Bindungsvermögen für Sauerstoff nicht beeinflußt.

Hämoglobin wird durch Säuren und Alkalien zerlegt in seine Komponenten Globin (96 %) und Hämatin (4 %).

Die Verbindung zwischen dem Globin und dem Hämatin in den Körperchen des kreisenden Blutes ist nicht eine konstante, sondern wechselt unter verschiedenen Bedingungen. Bei Sauerstoffhunger (z. B. nach Blutentziehung, bei behinderter Atmung, bei Atmung in verdünnter Luft) enthält die Verbindung relativ mehr Hämatin, weniger Globin; in diesem Falle nimmt auch die Färbekraft des Hämoglobins bezogen auf seinen Eisengehalt ab, und das Sauerstoffbindungsvermögen wird kleiner.

Globin ist ein hexonbasenreicher Eiweißkörper.

Hämatin, $C_{32}H_{32}N_4O_4Fe$, ist löslich in Alkalien und in alkali-

oder säurehaltigem Alkohol; es ist eine noch nicht näher bekannte Pyrrolverbindung.

Die saure braunrote Hämatinlösung hat dieselben Absorptionsstreifen wie Methämoglobin, aber bei gleicher Konzentration etwa doppelt so stark, die alkalische karminrote dagegen nur einen im Orange.

Durch Schwefelammonium wird das Hämatin zu Hämochromogen reduziert. Hämatin entspricht dem Oxyhämoglobin, Hämochromogen dem reduzierten Hämoglobin. Hämatin enthält freilich den Sauerstoff fester gebunden als Oxyhämoglobin.

Wird Hämatin mit wenig Kochsalz und Eisessig gekocht, so entstehen beim Abkühlen und Verdunsten des Eisessigs braune Kristalle, die sogenannten Teichmannschen Häminkristalle. Hämin ist ein Salzsäureester des Hämatins. Diese Reaktion wird zum Nachweis von Blut benutzt.

Unter Einwirkung starker Schwefelsäure verliert das Hämatin sein Eisen und es entsteht Hämatoporphyrin, ein roter Farbstoff.

Hämatoidin ist ein in orangefarbigen rhombischen Tafeln kristallisierender Farbstoff, der sich in alten Blutextravasaten aus Blutfarbstoff bildet und der mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin identisch sein soll.

Melanine, schwarze Pigmente des Körpers, sollen zum Teil auch Derivate des Hämoglobins sein.

2. Verbindungen von Eiweiß mit Kohlehydratderivaten. Glykoproteïde.

Diese Proteïde liefern bei der Spaltung mittels Säuren unter anderem Glykosamin.

Glykosamin, $C_6H_{11}O_5NH_2$, ist Aminodextrose, die durch Behandeln mit salpetriger Säure in Dextrose übergeht.

Das Glykosamin entstammt einem Kohlehydratkomplex der Glykoproteïde, der eine Aminopolysaccharose ist und tierisches Gummi genannt wird.

Zu den Glykoproteïden gehören:

a) Die **Mucine**, Schleimstoffe, Bestandteile der Sekrete von Schleimdrüsen und Schleimhautepithelzellen, sowie der Sehnen und der Nabelschnur, sind in reinem Wasser unlöslich, geben aber infolge ihrer sauren Eigenschaften mit wenig Alkali neutrale fadenziehende Lösungen.

Sie dienen dazu, die Schleimhäute schlüpfrig zu machen und vor mechanischen und chemischen Insulten zu schützen.

b) Die **Mucoide**, die z. B. als Pseudomucin in der Galle, als Ovomucoid im Eierklar, und als das pathologische Kolloid vorkommen.

3. Verbindungen von Eiweiß mit phosphorhaltigen Substanzen. Hierher gehören:

a) Die **Nucleïne** und **Nucleoproteïde.**

Die Nucleïne, so genannt, weil sie aus Zellkernen gewonnen werden, sind Verbindungen von Eiweiß mit den Nucleïnsäuren,

welch letztere unter anderem Phosphorsäure und Purinbasen enthalten.

Die Nucleoproteïde sind Verbindungen der Nucleïne mit noch mehr Eiweiß. Sie finden sich in den Zellen als Bestandteile sowohl des Kerns, als des Protoplasma; aus ihnen besteht das Chromatin des Kerns und wahrscheinlich auch die färbbaren Strukturelemente des Protoplasma. Sie haben stark saure Eigenschaften.

Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien werden die Nucleïne von den Nucleoproteïden abgespalten, und bei längerem Einwirken dieser Reagentien liefern die Nucleïne selbst Eiweiß, Phosphorsäure und die Purinbasen: Adenin, Guanin, Hypoxanthin, Xanthin, d. s. Verbindungen, die der Harnsäure nahe stehen.

b) Die **Paranucleïne** und **Paranucleoproteïde.**

Es sind Verbindungen, die den Nucleïnen und Nucleoproteïden analog gebaut sind und sich auch ähnlich verhalten, nur liefern sie unter ihren Spaltungsprodukten neben Eiweiß und Phosphorsäure nicht Purinbasen, sondern andere noch unbekannte Atomkomplexe.

Das am besten bekannte Paranucleoproteïd ist das

Kaseïn, der Käsestoff der Milch. Es wird bei der Milchsekretion von den Milchdrüsenzellen gebildet.

Kaseïn bildet lösliche Verbindungen mit Alkalien, ist fällbar durch schwache Säuren, aber in einem Ueberschuß von Säure wieder löslich.

Durch Einwirkung eines Ferments, des Labs, entsteht aus ihm Parakaseïn, das ist ein Eiweißstoff, der mit Kalksalzen eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet.

Einige Nucleoproteïde und Paranucleoproteïde enthalten auch Eisen, z. B. das in der Leber vorkommende Nucleoproteïd Hepatin und das im Eigelb vorkommende Paranucleoproteïd Hämatogen, so genannt, weil aus ihm Hämoglobin entstehen soll. Es gibt auch Nucleoproteïde, die Kohlehydratgruppen enthalten.

III. Proteosen

sind Spaltungsprodukte der Proteïne und Proteïde, die bei der Verdauung oder durch Einwirkung verdünnter Säuren entstehen und in ihrer elementaren Zusammensetzung sowohl unter sich, als auch von dem Eiweiß, aus dem sie hervorgehen, nur wenig verschieden sind. Ihre Bildung beruht auf Spaltung eines großen Moleküls in viele kleine unter Wasseraufnahme.

Die Proteosen sind meist leicht löslich in Wasser, und auch diffusibel.

Sie sind optisch linksdrehend; das Drehungsvermögen der von einem Eiweißstoff stammenden Proteosen zusammen ist größer als das des unverdauten Eiweiß.

Sie verhalten sich wie Aminosäuren, binden sich also sowohl an Säuren, wie an Basen. Das Bindungsvermögen der Proteosen für Säuren und Alkalien ist umso größer, je weiter die Spaltung des Eiweiß gegangen ist;

es ist am größten beim Pepton und zwar vielmal größer als beim genuinen Eiweiß. Dagegen ist die Affinität des unverdauten Eiweiß zur Säure größer, als die der Verdauungsprodukte, so daß ersteres den letzteren gebundene Säure entziehen kann.

Die Spaltung des Eiweiß erfolgt unter Bildung von Zwischenprodukten. Die Zwischenprodukte werden Albumosen, die Endprodukte der Spaltung Peptone genannt.

Die Albumosen heißen je nach ihrer Herkunft auch Fibrinosen, Globulosen, Vitellosen, Kaseosen und Myosinosen.

Die Albumosen werden durch Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt, die Peptone nicht.

Die **Albumosen** werden eingeteilt in primäre und sekundäre Albumosen, die sich voneinander durch ihre Fällbarkeit unterscheiden.

Die primären Albumosen (Protalbumose und Heteroalbumose) werden noch gefällt durch manche Fällungsmittel, z. B. 2%ige Kupfersulfatlösung, durch welche die sekundären (Deuteroalbumose) nicht mehr gefällt werden.

Die **Peptone** werden von keinem Eiweißfällungsmittel außer von Gerbsäure und Phosphorwolframsäure gefällt. Sie sind diffusibler als die Albumosen, doch ist ihre Diffusibilität viermal geringer, als die des Traubenzuckers. Sie lösen sich sehr leicht in Wasser. Ihre Lösungen schmecken ekelhaft bitter.

Charakteristisch für die Peptone ist ihre Biuretreaktion; sie geben eine rote Farbe, während die anderen Eiweißstoffe rotviolette Farbe geben.

Ueber die Zahl der aus einem Eiweißmolekül entstehenden Peptonmoleküle läßt sich noch nichts Sicheres aussagen.

Albumosen und Peptone finden sich im Magendarmkanal; hier entstehen sie durch die Verdauung des aufgenommenen Nahrungseiweiß. Ihre Bildung bezweckt, das meist ungelöste oder nicht diffusible Nahrungseiweiß in eine lösliche, diffusible, resorptionsfähige Form überzuführen.

Protamine heißen Substanzen, die in ihren chemischen Eigenschaften den Proteosen nahe stehen, die aber unter ihren Spaltungsprodukten hauptsächlich Hexonbasen aufweisen.

Proteosenähnliche Stoffe entstehen auch bei Einwirkung hochgespannten Wasserdampfes auf Eiweißstoffe. Diese Produkte werden Atmidproteosen genannt. Im Darm werden sie schlecht resorbiert.

IV. **Proteoide,**

auch **Albuminoide** genannt, sind Derivate der Eiweißstoffe, die noch die charakteristische elementare Zusammensetzung und manche chemische und physikalische Eigenschaften derselben haben, aber im physiologischen Verhalten bedeutende Abweichungen zeigen.

In physiologischer Hinsicht unterscheiden sich die Albuminoide von den anderen Eiweißstoffen dadurch, daß sie entweder ganz unverdaulich und für die Ernährung wertlos sind, oder, wenn verdaulich und resorbierbar, doch nicht die im Stoffwechsel verbrauchte stickstoffhaltige Organsubstanz ersetzen können, was die anderen Eiweißstoffe vermögen.

Auch in ihrer Bedeutung für den Aufbau unseres Körpers besteht zwischen den Proteïnen und Proteïden einerseits und den Albuminoiden anderseits ein wichtiger Unterschied. Erstere bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und als solche die Hauptbestandteile der Gewebezellen. Die Albuminoide dagegen kommen nur als Intercellularsubstanzen vor; sie sind zwar Zellprodukte und stehen wahrscheinlich mit den Zellen noch in gewissen Stoffwechselbeziehungen, ihre physiologische Bedeutung liegt aber darin, daß sie Gerüst- und Decksubstanzen sind.

Sie bilden die organische Grundlage der Knochen und Knorpel, der Sehnen, Fascien, überhaupt des Bindegewebes und der Schutzdecken des Körpers: Epidermis, Haare, Nägel. Sie sind die wesentlichsten organischen Bestandteile der Gebilde, die dem Körper Form und Festigkeit verleihen.

Die Albuminoide sind spezifisch tierische Produkte. Sie werden von den Zellen, deren Intercellularsubstanz sie sind, selbst produziert; bei den Epidermiszellen wird sogar das ganze Protoplasma in eine bestimmte Albuminoidsubstanz umgewandelt. Sie entstehen aus dem Zelleiweiß durch chemische Umwandlungen, deren Natur noch unbekannt ist.

Zu den Albuminoiden gehören:

1. **Kollagen,** ist das in größter Menge in unserem Körper vertretene Albuminoid; es bildet die Bindegewebsfibrillen, die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel.

Es hat etwas größeren Sauerstoffgehalt als Eiweiß, entsteht daher wahrscheinlich durch Oxydation aus Eiweiß.

Kollagen, längere Zeit mit Wasser gekocht, löst sich unter Wasseraufnahme auf, gesteht aber beim Abkühlen zu einer festen Gallerte und heißt dann **Glutin** oder **Leim.**

Leim ist ein Hydrat des Kollagens; durch Erhitzen auf 130° wird er wieder in Kollagen verwandelt. Er ist löslich in heißem, nicht aber in kaltem Wasser (also umgekehrt, wie genuines Eiweiß), in dem er nur quillt.

Leim wird durch Pepsin schwieriger, durch Trypsin leicht verdaut unter Bildung von Gluteosen und Leimpepton.

Leim gibt bei der Spaltung kein Tyrosin, kein Tryptophan, und nur wenig Cystin. Wegen des Mangels an diesen Atomkomplexen kann Leim nicht zum Ersatz des Eiweiß in der Nahrung dienen.

Setzt man der Nahrung aber neben Leim etwas Tyrosin, Tryptophan und Cystin zu, so ist dadurch ein Ersatz des Eiweiß möglich.

2. **Chondrin**, ist ein Gemenge verschiedener eiweißähnlicher Substanzen, darunter hauptsächlich Kollagen, das hier zum Teil gebunden ist an Chondroitinschwefelsäure, d. i. eine Aetherschwefelsäure des Chondroitins; letzteres liefert bei Spaltung mit Mineralsäuren ein stickstoffhaltiges Kohlehydratderivat.

3. **Elastin**, in den elastischen Fasern, ist unlöslich, wird leicht durch Pankreassaft, schwer durch Magensaft zu Elastinpepton verdaut.

4. **Keratine**, die Hauptbestandteile der verhornten Epidermiszellen. der Haare, der Nägel, der Nervenmarkscheiden (hier Neurokeratin genannt), liefern bei Spaltung viel Cystin, sind unlöslich und unverdaulich.

Anhang zu den Eiweißstoffen: **Fermente** oder **Enzyme**.

Zu den eiweißartigen Stoffen werden auch die Fermente oder Enzyme gerechnet, deren Zusammensetzung unbekannt ist, die aber einige Eigenschaften mit dem Eiweiß gemeinsam haben.

Sie sind löslich in Wasser und Glycerin, sie werden durch Alkohol gefällt und zum Teil koaguliert, sie sind fällbar durch Aussalzen, nicht diffusibel. Sie sind Produkte der Zelltätigkeit.

Die Fermente haben alle große Neigung, sich festen Körpern anzuhängen und werden deshalb bei Bildung von Niederschlägen mit niedergerissen; diese Eigenschaft wird vielfach bei der Reingewinnung der Fermente benutzt.

Die wichtigste Eigenschaft der Fermente ist, daß sie schon in geringster Menge beliebig große Mengen gewisser Substanzen chemisch verändern, ohne selbst dabei chemische Veränderung zu erleiden. Ihre Wirkung hängt ab von der Reaktion und der Konzentration der Lösung der Substanz, auf die sie wirken: sie sind umsoweniger wirksam, je konzentrierter die Lösung ist. Durch Erhitzen werden sie wirkungslos.

Diejenigen Fermente, deren physiologische Bedeutung bisher sicher erkannt ist, sind:

1. Die Verdauungsfermente, die die aufgenommenen unlöslichen oder löslichen, aber nicht resorbierbaren Nahrungsstoffe hydrolytisch, d. h. unter Wasseraufnahme, in lösliche resorbierbare Produkte spalten (siehe Kapitel IX);

2. die Gerinnungsfermente, die gewisse lösliche Eiweißstoffe in eine unlösliche Modifikation verwandeln (Blutgerinnungsferment, Labferment des Magens).

Es kommen außerdem in unserem Körper noch andere Fermente vor, z. B. solche, die oxydierend auf manche organische Stoffe wirken. Letztere Fermente heißen **Oxydasen**; ob sie für die physiologische Verbrennung von Bedeutung sind, ist noch zweifelhaft.

§ 3. Endprodukte der physiologischen Verbrennung.

Bei der physiologischen Verbrennung jeder organischen Substanz entsteht **Kohlensäure** und **Wasser**.

Als Produkte unvollständiger Verbrennung werden noch gewisse organische Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff im Harn in geringen Mengen ausgeschieden, nämlich:

1. Die optisch aktive, rechtsdrehende Acthylidenmilchsäure, $CH_3 . CHOH . COOH$, die von ihrem Vorkommen im Muskel **Fleischmilchsäure** heißt. und besonders bei ungenügender Sauerstoffzufuhr (Dyspnoë) im Harn auftritt.

2. **Aceton,** $CH_3 . CO . CH_3$, in geringen Mengen im normalen Harn, reichlicher zusammen mit β-**Oxybuttersäure** und **Acetessigsäure** im Harn bei Diabetes.

3. **Oxalsäure,** $COOH . COOH$, an Kalk gebunden.

Während Kohlehydrate und Fette bei der Verbrennung nur Kohlensäure und Wasser geben, liefert das Eiweiß noch Produkte, die den Stickstoff, Schwefel und Phosphor enthalten.

Der Schwefel geht dabei hauptsächlich in **Schwefelsäure,** der Phosphor in **Phosphorsäure** über, die als Salze im Harn ausgeschieden werden.

Die **stickstoffhaltigen Endprodukte** des Stoffwechsels sind noch brennbar. Das Eiweiß wird bei der physiologischen Verbrennung also nicht ganz oxydiert, sondern hinterläßt einen noch oxydierbaren Rest, der aber im Körper nicht mehr verwendet werden kann. Die stickstoffhaltigen Endprodukte sind:

1. **Ammoniak,** wird als Ammoniumsalz in geringen Mengen ausgeschieden.

2. **Harnstoff,** $CO(NH_2)_2$, Diamid der Kohlensäure oder Karbamid, kristallisiert in farblosen langen rhombischen Prismen, reagiert neutral, schmeckt kühlend salpeterartig, schmilzt bei 132° C., zersetzt sich aber in Lösung schon bei 60—70° C. Er ist löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether.

Zersetzungen des Harnstoffs:

Beim Erhitzen mit Barytwasser oder Alkalilauge zerfällt der Harnstoff in Ammoniak und Kohlensäure (welch letztere an das Baryt oder das Alkali gebunden wird), bei der Einwirkung gewisser Mikroorganismen (alkalische Harngärung) geht der Harnstoff unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammonium über.

Harnstoff, in Substanz erhitzt, gibt Ammoniak ab und bildet Biuret:

$$2\,CO(NH_2)_2 = NH_2 . CO . NH . CO . NH_2 + NH_3.$$

Biuret gibt mit Kupfersulfat und Natronlauge rotviolette Färbung.

Natriumhypobromit zersetzt den Harnstoff in Kohlensäure, Wasser und Stickstoff:

$$CO(NH_2)_2 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

Verbindungen des Harnstoffs:

Der Harnstoff geht mit mehreren Säuren und Salzen charakteristische Verbindungen ein; die Säuren addieren sich dabei an einen

der Ammoniakreste, wobei der Stickstoff fünfwertig wird. Die wichtigsten Verbindungen sind:

a) Salpetersaurer Harnstoff, $CO(NH_2)_2 . HNO_3$, dient zum Nachweis und zur Darstellung von Harnstoff.

Er kristallisiert in sechsseitigen farblosen glänzenden Plättchen, ist leicht löslich in reinem Wasser, schwer löslich in salpetersäurehaltigem Wasser. Man erhält die Kristalle, wenn man zu konzentrierter Harnstofflösung einen Ueberschuß von starker Salpetersäure setzt.

b) Merkurinitratharnstoff entsteht als weißer Niederschlag, wenn man zu Harnstofflösung Merkurinitratlösung setzt.

Das Verhältnis, in dem sich Harnstoff und Merkurinitrat binden, ist verschieden je nach der Konzentration der verwendeten Harnstoff- und Merkurinitratlösung.

Synthese des Harnstoffs:

Der Harnstoff ist synthetisch dargestellt worden:

1. durch Erhitzen von Ammoniumcyanat:

$$NH_4 . O . CN = CO(NH_2)_2$$ (Wöhler 1828);

2. aus Ammoniumkarbonat unter Wasserabspaltung durch Erhitzen mit metallischem Natrium;

3. aus karbaminsaurem Ammonium ($NH_2 . COONH_4$) unter Wasserabspaltung durch Einwirkung elektrischer Wechselströme.

Vorkommen und Entstehen des Harnstoffs im Tierkörper.

Der Harnstoff bildet den größten Teil der Trockensubstanz des Harns des Menschen und der Säugetiere, er findet sich in geringer Menge im Blut, in allen Gewebeflüssigkeiten und vielen Organen des Körpers.

Der Harnstoff bildet das wichtigste stickstoffhaltige Endprodukt der Eiweißverbrennung. Andere stickstoffhaltige Endprodukte entstehen nur in geringer Menge. Die Größe der Harnstoffausscheidung hängt daher im allgemeinen von der Größe des Eiweißstoffwechsels ab.

Der Harnstoff wird im Tierkörper mindestens zu einem großen Teil aus den Verbrennungsprodukten des Eiweiß, nämlich der Kohlensäure und dem Ammoniak, durch synthetische Prozesse gebildet. Daß diese Bildung möglich ist, wird bewiesen durch folgende Tatsachen:

Gewisse Ammoniumsalze (vor allem kohlensaures Ammonium) erscheinen, wenn sie in den Körper eingeführt werden, nicht als solche im Harne wieder, wohl aber ist danach die Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs vermehrt. Dasselbe ist der Fall bei Ein-

gabe einiger substituierter Ammoniake, nämlich der Aminosäuren Leucin, Glykokoll u. a.

Der Beweis, daß das eingeführte Ammoniak wirklich zur Harnstoffbildung verbraucht wird, und nicht etwa bloß eine vermehrte Eiweißzersetzung und dadurch vermehrte Harnstoffausscheidung veranlaßt, wird erbracht durch die Tatsache, daß nach Eingabe gewisser substituierter Ammoniake entsprechend substituierte Harnstoffe entstehen.

So wurde nach Eingabe von Metaminobenzoësäure ($NH_2 . C_6H_4 . COOH$) gefunden: Uraminobenzoësäure $\mathbf{NH_2 . CO . NH} . C_6H_4 . COOH$.

Der Ort der synthetischen Bildung des Harnstoffs aus Ammoniak ist die Leber. Leitet man durch die Leber eines Hundes gleich nach dem Tode künstlich Blut hindurch (in die Pfortader hinein, aus den Lebervenen heraus) und setzt dem Blute kohlensaures Ammonium zu, so nimmt bei der Durchleitung der Ammoniakgehalt des Blutes ab, der Harnstoffgehalt zu. Nach künstlicher Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf durch direkte Verbindung der Pfortader mit der unteren Hohlvene und bei manchen Lebererkrankungen ist die Harnstoffausscheidung vermindert, dagegen die Ausscheidung von Ammoniak, sowie von Aminosäuren (Leucin u. a.) durch den Harn gesteigert.

Die Art der Bildung der substituierten Harnstoffe weist auf eine Beteiligung der Karbaminsäure bei der Harnstoffbildung hin. Vielleicht entstehen beim Eiweißstoffwechsel Karbaminsäure und Ammoniak, die in der Leber zu Harnstoff umgebildet werden.

Die Bildung des Harnstoffs aus Ammoniaksalzen hat den Zweck, das beim Eiweißstoffwechsel entstehende und für den Körper schädliche Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen, denn nach Leberausschaltung treten im Organismus Vergiftungssymptome auf, wie sie für Ammoniakvergiftung charakteristisch sind.

Fraglich ist, ob aller im Körper gebildete Harnstoff aus Ammoniak und Ammoniakderivaten entsteht. Es ist wahrscheinlich, daß der Harnstoff wenigstens zum Teil auch direkt aus dem Eiweiß abgespalten werden kann.

3. Guanidinderivate.

Guanidin, Imidoharnstoff, $NH = C(NH_2)_2$, kommt als solches nicht im Organismus vor, wohl aber in seinen Derivaten, dem Kreatin und Kreatinin. Der Guanidinkern ist im Eiweiß schon vorgebildet und zwar im Arginin.

Kreatin ist Methylguanidinessigsäure:

$$NH = C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown N(CH_3) - CH_2 - COOH.\end{matrix}$$

Kreatinin ist das Anhydrid des Kreatins:

$$NH = C\begin{matrix}\diagup NH - CO \\ \diagdown N(CH_3) - CH_2.\end{matrix}$$

Kreatin läßt sich durch Kochen mit verdünnten Säuren in Kreatinin verwandeln, Kreatinin durch Kochen mit Alkalien wieder in Kreatin.

Synthetisch läßt sich Kreatin darstellen aus Cyanamid und Methylglykokoll (Sarkosin).

Kreatin und Kreatinin kristallisieren in monoklinen Prismen. Beide sind löslich in Wasser. Beide liefern bei Einwirkung von Alkalien unter anderen Zersetzungsprodukten auch Harnstoff.

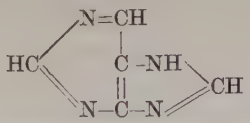
Kreatinin in alkalischer Lösung gibt mit einigen Tropfen Nitroprussidnatrium eine bald abblassende Rotfärbung (Weylsche Kreatininprobe), die durch nachträglichen Zusatz von Essigsäure nicht wieder, wie beim Aceton, hervorgerufen wird. Mit Chlorzink verbindet sich Kreatinin zu einem schwer löslichen, leicht kristallisierenden Doppelsalz, dem Chlorzinkkreatinin.

Kreatin findet sich im Blut und in vielen Organen, hauptsächlich in den Muskeln. Kreatinin ist Bestandteil des Harns.

Das Kreatinin des Harns scheint aus dem Kreatin der Muskeln hervorzugehen. Der Kreatingehalt der Muskeln und der Kreatiningehalt des Harns nimmt bei starker Muskelarbeit zu.

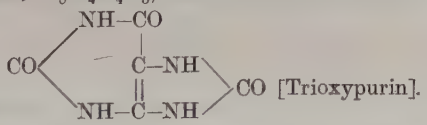
4. Purinkörper.

Hierher gehören die Harnsäure und die Purinbasen. Die Purinkörper leiten sich alle ab von dem Purin:



das zwar nicht im Organismus vorkommt, das aber synthetisch dargestellt worden ist. Die Purinkörper sind Oxydations- und Substitutionsprodukte des Purins.

a) **Harnsäure,** $C_5H_4N_4O_3$, hat die Strukturformel:



Harnsäure kristallisiert rein dargestellt in farblosen, rhombischen Prismen, direkt aus dem Harn aber in durchwachsenen oder rosettenförmigen, gefärbten Hantel- und Wetzsteinformen.

Als zweibasische Säure bildet die Harnsäure neutrale und saure Salze. Die Harnsäure selbst sowohl, wie die meisten ihrer Salze sind in Wasser schwer löslich. Die sauren Salze fallen schon beim Abkühlen des Harns aus und bilden, indem sie Harnfarbstoffe mit niederreißen, rotbraune Niederschläge (Sedimentum lateritium).

Die Schwerlöslichkeit der Harnsäure ist die Ursache davon, daß

sie leicht in den Nieren und Harnwegen, sowie in den Geweben des Körpers abgelagert wird (Harngrieß, Gicht).

Wird Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockne verdampft, so färbt sich der Rückstand nach Zusatz von wenig Ammoniak rotviolett, nach Zusatz von wenig Natronlauge blauviolett (Murexidprobe zum Nachweis der Harnsäure).

Durch Oxydation ist Harnsäure in Harnstoff, Kohlensäure und Oxalsäure überzuführen. Als Zwischenprodukt entsteht dabei unter anderem Allantoin, eine Substanz, die auch in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Säuglinge vorkommt.

Synthetisch ist Harnsäure dargestellt worden durch Zusammenschmelzen von Harnstoff mit Glykokoll oder mit Trichlormilchsäureamid.

Vorkommen und Entstehen der Harnsäure im Tierkörper:

Die Harnsäure kommt in geringen Mengen im Harn, sowie im Blute und in den Organen des Menschen und der Säugetiere vor, findet sich aber als Hauptbestandteil im Harn der Vögel und Reptilien. Sie entsteht wie Harnstoff aus dem zersetzten Eiweiß.

Bei Vögeln wird Harnsäure synthetisch aus Milchsäure und Ammoniaksalzen in der Leber gebildet. Wird bei Vögeln die Leber exstirpiert, so werden nämlich statt der Harnsäure Milchsäure und Ammoniak durch den Harn ausgeschieden. Vögel scheiden ferner eingegebenen Harnstoff und Aminosäuren in Form von Harnsäure aus ihrem Körper aus. Bei Säugetieren entsteht die Harnsäure wahrscheinlich durch Spaltung und Oxydation der Nucleïne (siehe unten).

Es wird angenommen, daß die Harnsäure in erheblichen Mengen aus den Kernnucleïnen zerfallener Leukocyten entstehe, weil Vermehrung und größerer Zerfall der Leukocyten im Blute (Leukämie) von beträchtlich vermehrter Harnsäureausscheidung begleitet ist und weil beim Digerieren von Milzpulpa, oder sogar gekochtem wässerigem Milzextrakt bei Gegenwart von Sauerstoff Harnsäure gebildet wird.

Die Harnsäureausscheidung steigt mit der Zufuhr nucleïnreicher Nahrung. Harnsäure, in den Säugetierkörper als solche eingeführt, wird dagegen größtenteils als Harnstoff ausgeschieden.

b) **Purinbasen,**

auch Nucleïn- oder Xanthinbasen genannt, und zwar

a) Adenin: $C_5H_5N_5$, Aminopurin;
b) Guanin: $C_5H_5N_5O$, Aminooxypurin;
c) Hypoxanthin: $C_5H_4N_4O$, Oxypurin;
d) Xanthin: $C_5H_4N_4O_2$, Dioxypurin.

Diese Substanzen entstehen bei der Spaltung der Nucleïne (siehe S. 25) und sind als Vorstufen der Harnsäure anzusehen, denn durch Desamidierung und Oxydation ist das Adenin in Hypoxanthin, das

Guanin in Xanthin, und durch weitere Oxydation ist das Hypoxanthin in Xanthin und dieses in Harnsäure überzuführen.

In geringer Menge kommen sie im Harn, im Blute und in den Organen, besonders Leber, Milz, Thymus und Pankreas, vor. Ihre Ausscheidung ist gesteigert bei Leukämie.

Substitutionsprodukte des Purins, in denen ein Teil des Wasserstoffs durch Methylgruppen ersetzt ist, sind das Coffeïn oder Theïn (Dioxytrimethylpurin) und das Theobromin (Dioxydimethylpurin).

Hippursäure, Benzoylglykokoll, $C_6H_5 . CO . NH . CH_2 . COOH$, kommt besonders im Harne der Pflanzenfresser mit den anderen stickstoffhaltigen Endprodukten des Stoffwechsels zusammen vor. Sie entsteht durch Synthese aus Benzoësäure ($C_6H_5 . COOH$) und Glykokoll ($NH_2 . CH_2 . COOH$) in der Niere.

Kapitel II. **Blutbewegung.**

§ 1. Einleitung.

1. Das Blut ist eine Flüssigkeit, die die Aufgabe hat, den Stoffverkehr zwischen den Organen zu vermitteln, den Organen Nahrungsstoffe zuzuführen und die Stoffwechselprodukte aus ihnen zu entfernen.

2. Damit das Blut den Stoffverkehr zwischen den Organen des Körpers vermitteln kann, muß es in dem Gefäßsystem bewegt werden.

3. Das Blut strömt aus der linken Herzkammer durch Aorta und Körperarterien zu den Kapillaren, von da durch die Venen und den rechten Vorhof zur rechten Herzkammer, und dann durch Lungenarterien, -kapillaren und -venen zum linken Vorhof und zur linken Herzkammer zurück. (Harvey, 1628.)

Die Vena portae, die aus den Kapillaren der Baucheingeweide hervorgeht, verzweigt sich in der Leber nochmals in Kapillaren, die dann in die Lebervenen übergehen.

4. Ursache der Blutbewegung ist die Verschiedenheit des Blutdrucks in verschiedenen Gefäßbezirken. Das Blut wird von den Orten höheren Drucks zu den Orten niedrigeren Drucks getrieben.

5. Die Druckunterschiede werden geschaffen durch die rhythmisch sich kontrahierenden Herzkammern, die einerseits bei ihrer Kontraktion (Systole) ihren Inhalt in die Aorta und Lungenarterie entleeren und dort den Druck vergrößern, anderseits bei ihrer Erschlaffung (Diastole) Blut aus den Vorhöfen und Venen in sich aufnehmen.

6. Die Klappenventile des Herzens verhindern den Rücktritt des Blutes aus den Herzkammern in die Venen und aus den Arterien in die Kammern und bedingen so die Strömung des Blutes in nur einer Richtung.

§ 2. Das Herz.

1. Bau des Herzens.

Das Herz ist ein hohler Muskel, dessen Höhlung durch eine Scheidewand in eine linke und eine rechte Höhle geteilt wird. Jede Höhle besteht aus dem dünnwandigen Vorhof (Atrium und Auricula) und der dickwandigen Kammer (Ventrikel). Die Wand des linken Ventrikels ist entsprechend seinen größeren Leistungen dicker, als die des rechten.

Die Kammerwand besteht aus einer mittleren Schicht mit zirkulär gerichteten Muskelfibrillen, die hauptsächlich als Triebwerkzeug für die Blutbewegung dient, und einer äußeren und inneren Schicht mit mehr weniger schräg longitudinal gerichteten Fibrillen. Die Fibrillen der äußeren Schicht gehen im Herzwirbel an der Herzspitze in Achtertouren in die Fibrillen der inneren Schicht über; sie dienen dazu, der Herzspitze einen Halt bei der Kontraktion zu geben.

Die Vorhofwand besteht aus einer beiden Vorhöfen gemeinsamen äußeren Schicht mit zirkulär, und einer inneren mit longitudinal gerichteten Fibrillen.

Vorhof- und Kammermuskulatur sind größtenteils durch den Annulus fibrosus voneinander getrennt, nur in der Scheidewand liegt eine muskulöse Verbindungsbrücke, die von der Vorhofmuskulatur zu den Purkinjeschen Fasern und weiter zur Ventrikelmuskulatur führt.

An der Grenze der Vorhöfe und Kammern sind innen befestigt die Atrioventrikularklappen, d. s. rechts drei (tricuspidalis), links zwei (bicuspidalis) in die Ventrikel hineinragende Membranen, an deren freiem Rande die Chordae tendineae befestigt sind, die durch die Musculi papillares mit der Ventrikelwand zusammenhängen.

An der Grenze zwischen Kammer und Aorta resp. Lungenarterie befinden sich je drei taschenförmige Semilunarklappen; die Oeffnung der Taschen sieht nach den Arterien hin.

2. Verlauf und Ursache der normalen Herzkontraktion.

Der Herzmuskel ist nicht aus getrennten, einzeln für sich erregbaren Mukelfasern zusammengesetzt, sondern stellt eine zusammenhängende Masse kontraktiler Substanz, ein großes Zellsyncytium, dar.

Der Herzmuskel ist quergestreift, unterscheidet sich aber von den quergestreiften Skelettmuskeln in physiologischer Hinsicht durch folgendes:

a) Der Herzmuskel zuckt langsamer als der Skelettmuskel; die Muskulatur der Kammern zuckt noch etwas langsamer als die der Vorhöfe.

b) Ein Reiz ruft, sofern er überhaupt wirksam ist, immer eine maxi-

male Zuckung des Herzmuskels hervor, während der Skelettmuskel bei schwacher Reizung untermaximale Zuckungen liefert.

c) Der normale Herzmuskel ist **nicht tetanisierbar.** Reizt man ihn mit frequenten Reizen, so vollführt er rhythmische Kontraktionen.

Auch Dauerreize, z. B. der konstante elektrische Strom, rufen beim Herzmuskel rhythmische Kontraktionen hervor.

d) Ein Herztetanus ist deshalb unmöglich, weil der Herzmuskel bei seiner Zuckung im Stadium der Verkürzung unerregbar **(refraktär)** ist; ein Reiz, der ihn in diesem Stadium trifft, ist wirkungslos. Im Stadium der Erschlaffung wird er wieder erregbar; trifft ihn in diesem Stadium ein Reiz, so entsteht eine neue Kontraktion.

Die normalen Kontraktionen des Herzmuskels sind einzelne Zuckungen, die aufeinander in bestimmtem Rhythmus folgen. Systole nennt man den Vorgang der Zusammenziehung, Diastole den darauf folgenden Vorgang und Zustand der Erschlaffung des Herzmuskels.

Die Kontraktion des Herzens beginnt an den Einmündungsstellen der Venen in den Vorhof und geht von da zunächst auf die Vorhofwand, dann auf die Ventrikelwand über. Die Zeit vom Beginn einer Herzkontraktion bis zur nächstfolgenden oder die Dauer einer Herzperiode beträgt im Mittel 0,86 Sek.; davon entfallen:

1. 0,16 Sek. auf die Vorhofsystole, während der die Kammern noch in Diastole sind;

2. 0,3 Sek. auf die Kammersystole, während der die Vorhöfe wieder in Diastole sind;

3. 0,4 Sek. auf die Zeit, in der sowohl die Kammern als auch noch die Vorhöfe in Diastole sind.

Die Kontraktion der Ventrikel- resp. Vorhofwand erfolgt nicht an allen Punkten gleichzeitig, sondern breitet sich im Herzmuskel aus, wie die Kontraktionswelle in der Faser des Skelettmuskels. Denn die elektrischen Phänomene der Erregung des Herzmuskels treten nicht an allen Punkten gleichzeitig auf, so daß es gelingt, Aktionsströme des Herzens, gerade so wie beim quergestreiften Skelettmuskel nachzuweisen (siehe Kapitel XV).

Aus den elektrischen Phänomenen ist auch zu entnehmen, daß die Herzkontraktion eine Zuckung und nicht ein kurzer Tetanus ist.

Die Kurve, die den Verlauf des Aktionsstromes des Herzens angibt, heißt Elektrokardiogramm. Aus dem Elektrokardiogramm des Menschen ist zu schließen, daß an der Kammerbasis der Muskel noch Erregung aufweist, wenn die Spitze schon wieder in Ruhe ist.

Die **Erregung** des Herzmuskels erfolgt **automatisch,** d. h. der physiologische Reiz, der das Herz zu rhythmischer Tätigkeit anregt, entsteht in ihm selbst, denn das Herz schlägt sogar noch einige Zeit weiter, wenn es aus dem Körper ausgeschnitten wird.

Der normale Herzreiz ist wahrscheinlich ein chemischer. Das ausgeschnittene Warmblüterherz kann noch längere Zeit am Schlagen bleiben und man kann es, falls es schon stillsteht, auch wieder zur Tätigkeit anregen, wenn man es durch die Kranzgefäße durchspült mit Ringerscher

Flüssigkeit (d. i. eine wässerige Lösung von etwa 0,9% NaCl, 0,03% $CaCl_2$, 0,03% KCl), zumal wenn diese Flüssigkeit noch mit Sauerstoff gesättigt ist und ihr etwas Natriumbikarbonat und Traubenzucker zugesetzt wird.

Mit steigender Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Kranzgefäßen nimmt die Stärke, in geringem Maße auch die Frequenz der Herzkontraktionen zu. Die Blutströmung in der Herzwand wird aber auch durch die Systole selbst gefördert, indem im Anfang der Systole durch Gefäßerweiterung das Einströmen, nachher durch Gefäßkompression das Ausströmen des Blutes begünstigt wird.

Wahrscheinlich wirkt der Reiz dauernd auf den Ausgangspunkt der Kontraktion, das sind die Muskelfasern der Veneneinmündungsstellen, ein, und von da werden die Erregungen rhythmisch zum Vorhof und Ventrikel fortgeleitet.

Daß die Erregung der Veneneinmündungsstellen in anderer Art erfolgt, als die des Vorhofs und der Kammer, ergibt sich aus folgenden Tatsachen:

Die Zahl der Herzkontraktionen wird vergrößert durch Erwärmen der Veneneinmündungsstellen, nicht aber durch Erwärmen des Vorhofs und Ventrikels.

Reizt man während der natürlichen Diastole den Ventrikel oder den Vorhof mit einem künstlichen Reiz, so entsteht eine „Extrasystole". Die hierauf folgende Pause bis zur nächsten selbständigen Kontraktion ist länger, als die Pause zwischen zwei gewöhnlichen Systolen. Die verlängerte Pause heißt kompensatorische Pause. Sie tritt nicht auf bei Extrareizung der Veneneinmündungsstellen.

Wahrscheinlich ist die automatische Erregung des Herzens **myogen**, d. h. die Muskelfasern der Veneneinmündungsstelle werden direkt durch den normalen Reiz erregt und nicht indirekt durch Vermittlung der Ganglienzellen und Nervenfasern, die in der Herzwand liegen.

Beim Säugetierherzen liegen Ganglienzellenhaufen in der Atrioventrikulargrenze, in der Vorhofscheidewand und nahe der Einmündung der oberen Hohlvenen in den Vorhof.

Automatische Erregung ist beobachtet worden bei manchen Herzmuskelstücken, die frei von Ganglienzellen sind. Auch das embryonale Herz schlägt schon zu einer Zeit, wo es noch keine Ganglienzellen enthält. Die Möglichkeit ist freilich nicht ausgeschlossen, daß die Automatie dem im Herzen enthaltenen Nervenfibrillennetz zukommt.

Auch die Leitung der Erregung erfolgt wahrscheinlich in den Muskeln, nicht in den Nerven des Herzens.

Dies gilt nicht nur für die Erregungsleitung innerhalb der einzelnen Herzabteilungen, sondern auch für die Leitung von Vorhof zur Kammer; letztere Leitung soll in der muskulösen Verbindungsbrücke erfolgen.

Durchschneidung der größeren Nervenbündel zwischen Vorhof und Kammer hebt nicht die Erregungsleitung auf, Durchschneidung der Muskelbrücke in der Scheidewand hebt sie auf.

Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in der Muskulatur der Vorhöfe und der Kammern beträgt 5—10 cm in 1 Sek. beim Froschherz, 2—4 m beim Säugetierherz. Die Erregungsübertragung vom Vorhof auf den Ventrikel erfordert beim Frosch 0,25—2 Sek., beim Säugetier rund

0,13 Sek. Die Erregungsleitung ist gehemmt im Refraktärstadium und bei Vagusreizung.

Ueber den Einfluß des Zentralnervensystems auf das Herz siehe S. 46.

3. Der Druck und die Blutbewegung im Herzen.

Zur Bestimmung des Herzdrucks bei Tieren schiebt man lange Kanülen entweder von einer großen Halsvene aus bis in den rechten Vorhof, resp. Ventrikel, oder von einer Karotis aus bis in die linke Kammer vor, und verbindet die Kanüle außen mit einer druckmessenden Vorrichtung (Quecksilber- oder elastisches Manometer). Als Maß des Drucks wird dessen Ueberdruck über den Atmosphärendruck in Millimetern Quecksilber angegeben.

a) In der Kammer:

In den Kammern steigt der Druck bei der Systole schnell an, und zwar links auf etwa 200, rechts auf 60 mm Hg. Auf dieser Höhe bleibt er ungefähr bis zum Beginn der Diastole. Dann sinkt er schnell und wird sogar einige mm Hg negativ; hierauf steigt er ein wenig, schon ehe die folgende Systole beginnt, entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels mit Blut.

Durch die Kammersystole werden die Hohlräume der Kammern verkleinert, das darin befindliche Blut wird ausgepreßt in die Aorta und in die Pulmonalarterie.

Ganz entleeren sich die Kammern bei der Systole nicht, da auch bei stärkster Kontraktion in den Herzhöhlen sich noch etwas Blut befindet.

Die Atrioventrikularklappen, welche während der Ventrikelruhe im Blute flottieren, werden durch die Kammersystole geschlossen, so daß das Blut nicht in die Vorhöfe zurückfließen kann. Infolge der Drucksteigerung staut sich nämlich das Blut an den Klappen und drückt sie mit ihren Flächen gegeneinander, so daß ein vollständiger Verschluß entsteht.

Die Klappen stülpen sich nicht in den Vorhof um, weil sie durch die Papillarmuskeln, die sich mit der Ventrikelwand gleichzeitig kontrahieren, festgehalten werden.

Der Klappenschluß scheint so schnell auf den Beginn der Systole zu folgen, daß gar kein Blut in den Vorhof zurückfließen kann.

Während der Kammerdiastole fließt das Blut nicht aus den Arterien zurück, weil es sich in den Taschen der Semilunarklappen staut und dadurch diese mit ihren Flächen aneinanderdrückt und schließt.

Der Druck in der Kammer wird bei der Diastole geringer als im Vorhof, so daß dann das Blut aus dem Vorhof in die Kammer strömt, nachdem es die Atrioventrikularklappen geöffnet hat.

Wesentlich unterstützt werden die Klappenschlüsse durch die Zusammenziehung der Kammerbasis und die dadurch bedingte Verengerung der Herzöffnungen.

Anspannungs- oder erste Verschlußzeit heißt die Zeit vom Beginn der Kammersystole (resp. Schluß der Atrioventrikularklappen) bis zur Eröffnung der Semilunarklappen; sie beträgt 0,05—0,1 Sek. Man kann sie bei Tieren bestimmen dadurch, daß man den Druck in der linken Kammer und der Aorta gleichzeitig registriert, weil die Semilunarklappen in dem Moment sich öffnen, wo der Kammerdruck größer als der Aortendruck wird. Beim Menschen hat man die Verschlußzeit aus dem Vergleich der Spitzenstoß- und Pulskurve ermittelt.

Austreibungszeit ist die Zeit von der Eröffnung bis zum darauf folgenden Schluß der Semilunarklappen, während der der Kammerdruck größer als der Aortendruck ist und das Blut aus den Ventrikeln getrieben wird; sie beträgt etwa 0,2 Sek.

Entspannungs- oder zweite Verschlußzeit ist die Zeit vom Schluß der Semilunarklappen bis zur Oeffnung der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,1 Sek.

Anfüllungszeit ist die Zeit von der Oeffnung bis zum darauffolgenden Schluß der Atrioventrikularklappen, sie beträgt etwa 0,4 Sek.

b) In den Vorhöfen:

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen bedeutend kleiner als in der Kammer; bei der Vorhofsystole steigt der Druck auf höchstens 20 mm Hg.

Die Kontraktion der Vorhöfe dient hauptsächlich dazu, die Strömung des Blutes in den großen Venen gleichmäßig zu gestalten. Während der Kammersystole, wo kein Blut aus dem Vorhof in die Kammer treten kann, ergießt sich das Blut aus den Venen in den sich erweiternden Vorhof ohne Stauung weiter. Wenn das Blut dann während der Kammerdiastole in den Ventrikel strömt, verengert sich der Vorhof entsprechend der Verminderung seines Inhaltes.

Die Arbeitsleistung des Herzens bei einer Systole ist gleich dem Produkt der bewegten Last und der Druckhöhe, auf die die Last gedrückt wird. Die bewegte Last ist das Gewicht des Blutvolums, das bei einer Systole aus den Ventrikeln ausgetrieben wird, oder des Schlagvolums; es beträgt für jeden Ventrikel etwa 66 cm^3, sein Gewicht ist rund 0,07 kg. Die Druckhöhe ist gleich dem Blutdruck in der Aorta, resp. Pulmonalarterie. In der Aorta ist der Druck etwa 150 mm Quecksilbersäule, d. s. rund 2 m Blutsäule, in der Pulmonalarterie etwa ein Drittel des Aortendrucks. In einer Systole leistet der linke Ventrikel daher eine Arbeit von 0,07 . 2, d. s. 0,14 Kilogrammeter, der rechte 0,047. Im ganzen leistet das Herz in 24 Stunden rund 18000 Kilogrammeter Arbeit.

Nicht eingerechnet ist hier die Arbeit, die das Herz dadurch leistet, daß es dem ausgetriebenen Blute eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit (rund 0,3 m Wegstrecke pro Sekunde), also lebendige Kraft erteilt. Diese Arbeit ist jedoch sehr klein gegenüber der Arbeit, die zur Ueberwindung des Blutdrucks geleistet werden muß; sie beträgt noch nicht 1 % der letzteren.

Am lebenden Menschen lassen sich folgende Erscheinungen zu Untersuchungen über die Herztätigkeit verwerten:

1. **Die Herztöne**

sind durch die Herzkontraktion bedingte Töne, die an der Brustwand über dem Herzen zu hören sind.

Der erste Herzton entsteht bei der Ventrikelsystole, er ist dumpf, hält so lange an wie die Systole und ist über dem Ventrikel am stärksten zu hören. Ueber der Aorta ist er um den Betrag der Anspannungszeit später zu hören, als über dem Ventrikel. Er beruht wahrscheinlich auf dem Muskelton (siehe Kapitel XV), sowie auf Schwingungen der Atrioventrikularklappen, die durch die plötzliche systolische Anspannung hervorgebracht werden; der Muskelton ist auch am blutleeren Herzen zu hören.

Der zweite Herzton ist kurz, hell, am lautesten über der Aorta, schwächer über dem Ventrikel zu hören; er beruht auf Schwingungen der Semilunarklappen, die durch die plötzliche Anspannung der Klappen beim Schluß hervorgebracht werden.

2. **Der Herzstoß**

oder Spitzenstoß ist ein synchron der Herzkontraktion erfolgender Vorstoß einer Stelle im 4. oder 5. Interkostalraum links, etwa 5 cm vom Brustbeinrand entfernt; er kommt hauptsächlich dadurch zu stande, daß der stark gespannte Herzmuskel an dieser Stelle die Weichteile des Interkostalraumes etwas vordrängt, während bei erschlafftem nachgiebigen Herzen diese Weichteile durch den äußeren Luftdruck etwas eingedrückt werden.

Andere Momente, die beim Entstehen des Herzstoßes im Spiele sein sollen, sind: Die Aufrichtung der Herzspitze nach oben bei der Systole, der Rückstoß des Herzens nach vorn unten bei der systolischen Austreibung des Blutes nach hinten oben, die Streckung der Arterienstämme, an denen das Herz hängt.

Setzt man auf die Stelle des Herzstoßes eine Pelotte auf, die durch den Herzstoß bewegt wird und deren Bewegung übertragen wird auf einen Zeichenhebel, so zeichnet der Hebel eine Kurve, Kardiogramm genannt. Das Kardiogramm hat Aehnlichkeit mit der Druckkurve des Herzens, weil es im wesentlichen bedingt ist durch die Anspannung des Herzmuskels; beide Kurven sind aber nicht ganz identisch, weil auf das Kardiogramm nicht nur die Druckänderung, sondern auch die Volumänderung des Herzens Einfluß hat.

3. **Die elektrischen Phänomene** der Herzerregung (siehe S. 37).

4. **Der Puls** (siehe S. 42) und der Blutdruck in den Gefäßen.

5. Die direkte Beobachtung im Röntgenbilde.

§ 3. Blutbewegung in den Gefäßen.

1. Blutdruck in den Gefäßen.

Der Blutdruck ist der in den Gefäßen herrschende Flüssigkeitsdruck des Blutes auf die Gefäßwand, der die Spannung der Gefäßwand bewirkt.

Der Blutdruck wird an größeren Gefäßen von Tieren gemessen durch Einbinden von Kanülen in die Gefäße, die man dann mit einem registrierenden Manometer verbindet. Beim Menschen kann auch ohne operativen Eingriff der Blutdruck in manchen Gefäßen bestimmt werden; er ist gleich dem Druck, der nötig ist, um das betreffende Gefäß eben zusammenzudrücken. Bei Arterien wird die Kompression daran erkannt, daß der Puls peripher von der gedrückten Stelle verschwindet. In Ka-

pillaren bestimmt man den Druck, indem man ein Glasplättchen auf eine durch Kapillaren gerötete Hautstelle drückt, bis die Hautstelle unter dem Glase gerade blaß wird.

Der Blutdruck ist in verschiedenen Gefäßbezirken verschieden groß. Die Druckdifferenzen werden durch die Herztätigkeit geschaffen; sie sind die Ursache der Blutbewegung. Jedes Blutteilchen wird getrieben von dem Orte höheren Drucks zu dem Orte niedrigeren Drucks.

Der Blutdruck nimmt auf dem Wege von der Aorta, resp. Pulmonalarterie durch die Arterien, Kapillaren, Venen bis zum Herzen stetig ab. Das Blut muß daher in dieser Richtung fließen. Durch die Blutbewegung wird indes in der Norm die Druckdifferenz niemals ganz beseitigt, weil vor vollendetem Ausgleich die Druckdifferenz durch die nächste Kammersystole wieder vergrößert wird.

In der Aorta schwankt der Blutdruck um einen Mittelwert von etwa 150 mm Hg, in den größeren Arterien um 110—120 mm, in den Kapillaren beträgt er 24—54 mm, in den Venen nur wenige Millimeter; ja in den großen Venen kann er sogar einige Millimeter negativ werden, d. h. kleiner als der Atmosphärendruck, so daß beim Anschneiden dieser Gefäße kein Blut aus den Gefäßen ausfließt, sondern Luft in die Gefäße eindringt. Die Ursache des negativen Drucks in den Venen ist in dem negativen Druck zu suchen, der im Thoraxraum herrscht und der durch die Lungenspannung bedingt ist (siehe Kapitel VI).

In den Venen wird die Blutbewegung gefördert durch Kompression von außen her, z. B. bei der Kontraktion umgebender Muskeln; dabei wird eine rückläufige Bewegung des Blutes verhindert durch die **Venenklappen,** die den Semilunarklappen ähnlich gebaut sind und den Durchtritt des Blutes nur in der Richtung zum Herzen hin gestatten.

In der Lungenarterie beträgt der Blutdruck etwa 50 mm Hg.

Der Blutdruck in den Arterien zeigt periodische Schwankungen, die durch die Herztätigkeit bewirkt sind, und die man **Puls** nennt. Jedesmal, wenn durch die Kammersystole Blut in die Aorta und Pulmonalarterie gepreßt wird, entsteht dort eine schnelle Zunahme des Drucks. Diese periodische Druckschwankung pflanzt sich als **Welle** durch das ganze arterielle System fort.

Die pulsatorischen Druckschwankungen sind am größten in der Aorta, wo sie die Hälfte des mittleren Drucks betragen können; sie werden kleiner in den peripheren Arterien. In den Kapillaren ist der Puls normalerweise nicht mehr zu erkennen.

Die Geschwindigkeit der Fortleitung der Pulswelle (nicht zu verwechseln mit der Blutbewegungsgeschwindigkeit) kann berechnet werden, wenn

man bestimmt, um wie viel später der Puls in einer peripheren Arterie (z. B. der Radialis), als in einer nahe am Herzen gelegenen Arterienstelle (z. B. der Karotis) auftritt. Sie beträgt etwa 6 m in 1 Sek.; sie ist umso größer, je größer die Wanddicke und die Elastizität der Arterien und je kleiner deren Durchmesser ist; sie hängt auch von dem spezifischen Gewichte und der Viskosität des Blutes ab.

Setzt man auf eine Arterie eine Pelotte auf, die durch die pulsierende Arterie bewegt wird und deren Bewegungen auf einen Schreibhebel übertragen werden, so zeichnet der Schreibhebel eine Kurve, Pulskurve oder **Sphygmogramm**, die Auskunft über den Verlauf des Pulses gibt. Apparate zur Aufzeichnung des Pulses heißen Sphygmographen.

Die Pulskurve (Fig. 1) steigt erst steil an und sinkt dann langsamer zur Abscissenachse zurück. Im absteigenden Schenkel kommt

Fig. 1. Pulskurve der Arteria radialis.

regelmäßig eine kleine Erhebung vor, die **Dikrotismus** heißt. Oft zeigen sich im absteigenden Schenkel noch einige kleinere Zäckchen. Reflexionen der Pulswelle an verschiedenen Stellen des arteriellen Systems sind hauptsächlich die Ursachen dieser Erscheinungen.

In den großen Venen nahe dem Herzen kommen Pulse vor, die durch die Vorhofsystole und die Stauung des Blutes an den geschlossenen Atrioventrikularklappen bedingt sind.

Der Blutdruck zeigt ferner periodische Schwankungen, die synchron den Atembewegungen sind; er sinkt bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Dies ist teils durch eine Veränderung der Erregung der Gefäßnervenzentren, teils aber rein mechanisch dadurch bedingt, daß bei der Inspiration der Druck im Thoraxinneren sinkt, mithin auch der Druck auf die Gefäßwände nachläßt; bei der Exspiration steigt der Druck im Thorax, mithin auch der auf die Gefäßwände.

Im übrigen hängen die Größe des Blutdrucks und seine pulsatorischen Schwankungen ab von dem Füllungszustand des Gefäßsystems, vom Tonus und der Elastizität der Gefäßmuskulatur, von der Zahl und Stärke der Herzkontraktionen, sowie auch von der Lage des Körpers.

2. Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Das Blut strömt in den Arterien, entsprechend dem stoßweisen Eintreten des Blutes in die Aorta, mit periodisch beschleunigter Geschwindigkeit, in den Kapillaren und Venen dagegen gleichmäßig. Der Uebergang der stoßweisen Bewegung des Blutes der Arterien in die gleichmäßige Bewegung in den Kapillaren ist bedingt durch die Dehnbarkeit und Elastizität der Arterienwände. In Gefäßen mit starrer Wand müßte jede Systole die ganze Blutsäule vor dem aus dem Herzen ausgepreßten Blute herschieben. In

Gefäßen mit dehnbarer, elastischer Wand wird die Triebkraft der Systole nicht sofort und unmittelbar in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern erst in Dehnung und verstärkte Spannung der Wand. Die so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich dann allmählich in Strömungsarbeit um. Dadurch wird der Strom zu einem kontinuierlichen.

Die Umsetzung der stoßweisen Bewegung in eine kontinuierliche geschieht also gerade so, wie durch die komprimierte Luft im Windkessel der Feuerspritze das periodisch in die Spritze eintretende Wasser in kontinuierlichem Strahle ausgepreßt wird.

Die Strömungsgeschwindigkeit nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Kapillaren ab, von den Kapillaren zu den Venen wieder zu. In großen Arterien beträgt sie 200—400 mm in 1 Sek.; in den Kapillaren 0,6—0,8 mm, in den großen Venen ist sie nur wenig geringer als in den Arterien.

Ursache dieser Unterschiede ist die verschiedene Größe des Gesamtquerschnitts der einzelnen Gefäßbezirke. Durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems müssen in gleichen Zeiten gleiche Flüssigkeitsmengen gehen, damit der Strom stationär ist und das Blut sich nicht an einer Stelle staut. Nun ist der Querschnitt der Aorta und der der großen Venen viel kleiner als der Gesamtquerschnitt sämtlicher Kapillaren. Da die Geschwindigkeit gleich dem in einer Sekunde durchgeflossenen Volum dividiert durch den Querschnitt ist, so ergibt sich, daß die Geschwindigkeit in den Arterien und Venen größer sein muß als in den Kapillaren.

Man bestimmt die Geschwindigkeit in größeren Gefäßen von Tieren dadurch, daß man das Gefäß durchschneidet und zwischen die beiden Schnittenden eine hinreichend weite Röhre einschaltet, deren Inhalt genau bestimmt ist. Das Blut muß nun durch die Röhre fließen, um von dem einen Schnittende zum anderen hin zu kommen. Man bestimmt die Zeit, die vergeht, vom Eintritt des Blutes in die Röhre bis zum Austritt aus derselben. Die Röhre wird vor dem Versuch gefüllt mit einer indifferenten Flüssigkeit, die von dem eintretenden Blute in das Gefäßsystem hinein verdrängt wird. Nach diesem Prinzipe ist gebaut das Hämodromometer von Volkmann, ähnlich, wenn auch komplizierter, die Stromuhr von Ludwig.

In den Kapillaren kann man bei mikroskopischer Beobachtung (z. B. der Froschschwimmhaut) direkt die Wegstrecke messen, die ein Blutkörperchen in bestimmter Zeit zurücklegt.

Die pulsatorischen Aenderungen der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Arterien lassen sich untersuchen mittels des Tachographen, eines Apparates, der die pulsatorische Volumänderung einer Extremität registriert. Die Volumänderungen müssen bedingt sein durch die periodische Verstärkung und Verminderung des Blutzuflusses durch die Arterien in die Extremität, weil der Blutabfluß durch die Venen gleichmäßig vor sich geht.

Dauer des Blutumlaufes. Zur Bestimmung der Zeit, in der ein Blutteilchen die ganze Blutbahn durchläuft, wird Ferrocyankalium in das zentrale Ende einer durchschnittenen Vene des Versuchstieres eingespritzt und festgestellt, nach welcher Zeit das Salz durch Blaufärbung mit Eisen-

chlorid nachzuweisen ist in den Blutproben, die man aus dem peripheren Schnittende der Vene in kurzen Intervallen entnimmt. Das Salz hat den ganzen Kreislauf vollendet, wenn es aus der Vene wieder austritt.

Bei Hunden ist so die Dauer des Blutumlaufs zu 15 Sek. bestimmt worden, für den Menschen nimmt man 22 Sek. an.

3. Die Widerstände für die Blutbewegung und der Triebkraftverbrauch.

Die bewegende Triebkraft hat bei der Blutbewegung die Widerstände zu überwinden, die durch die Reibung der bewegten Blutteilchen aneinander und durch ihre Adhäsion an der Gefäßwand entstehen.

Die innere Reibung des Blutes ist groß; die Viskosität des Blutes ist etwa fünfmal größer als die des Wassers.

Der Widerstand hat zur Folge, daß im Querschnitt eines Blutgefäßes nicht alle Blutteilchen mit gleicher Geschwindigkeit, sondern die in der Mitte gelegenen am schnellsten, die an der Gefäßwand gelegenen sich fast gar nicht bewegen. In dem stärkeren achsialen Strom treiben vorwiegend die spezifisch schwereren körperlichen Bestandteile des Blutes, die roten Blutkörperchen, in dem schwächeren Randstrom die spezifisch leichteren Leukocyten.

Die Triebkraft wird hauptsächlich verbraucht für die Ueberwindung der Widerstände; ihr Verbrauch in einer Gefäßstrecke ist umso größer, je größer der überwundene Widerstand ist. Die Größe des Verbrauchs an Triebkraft in einer Gefäßstrecke wird gemessen durch die Größe der Blutdruckabnahme. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke heißt das Gefälle.

Der Widerstand in einem Gefäße ist umso größer, je kleiner der Querschnitt des Gefäßes ist.

In einem gleichmäßig weiten Rohre, das in jedem Querschnitt denselben Widerstand bietet, und in dem die Bewegungsgeschwindigkeit in allen Querschnitten gleich groß ist, ist die Druckabnahme proportional der durchflossenen Strecke, das Gefälle also überall gleich.

Strömt Flüssigkeit durch ein ungleichmäßig weites Rohr, so ist das Gefälle an den weiten Stellen kleiner als an den engen, weil an den weiten Stellen der Widerstand kleiner ist.

Das größte Gefälle, mithin der größte Verbrauch an Triebkraft im Gefäßsystem, befindet sich in den kleinsten Arterien und Kapillaren, wo der Reibungswiderstand besonders groß ist. In den großen Arterien und in den Venen ist das Gefälle kleiner.

§ 4. Innervation der Kreislauforgane.

Der Einfluß des Zentralnervensystems auf die Kreislauforgane (Herz- und Gefäßmuskeln) dient dazu, die Gesamtstromstärke und die

Verteilung des Blutstromes in den einzelnen Körperteilen den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen. Es geschieht dies durch Veränderung der Zahl und Stärke der Herzschläge und durch Veränderung des Tonus der Muskeln in den Arterienwänden der einzelnen Regionen des Körpers.

1. **Innervation des Herzens.**

a) Die Herzhemmungsnerven verlaufen durch die beiden **Nervi vagi** und deren Aeste zum Plexus cardiacus.

Reizung des peripheren Stumpfes eines durchschnittenen Vagus hat folgende Wirkungen aufs Herz:

1. eine negativ **chronotrope**: Verminderung der Schlagzahl oder gar einen allerdings nicht lange dauernden Stillstand in Diastole;
2. eine negativ **inotrope**: Verminderung der Kontraktionsstärke;
3. eine negativ **dromotrope**: Verzögerung der Erregungsleitung;
4. eine negativ **bathmotrope**: Herabsetzung der Erregbarkeit.

Diese vier Wirkungen treten zwar meist, aber nicht immer zusammen auf, sie sind also vielleicht unabhängig voneinander.

Nach Beginn der Reizung vergehen erst noch eine oder zwei normale Kontraktionen, bevor die Wirkung bemerkbar wird: auch dauert die Wirkung noch einige Sekunden nach Aufhören der Reizung an.

Wie die Wirkung auf den Herzmuskel zu stande kommt, ist nicht bekannt.

Reizung beider Vagi hat stärkere Wirkung, als Reizung eines Vagus.

Das Zentrum der Herzhemmungsnerven liegt im Vaguskern des verlängerten Marks.

Das Zentrum ist in wechselnder Stärke tonisch erregt, denn Durchschneiden der Vagi bewirkt Zunahme der Schlagzahl.

Die Erregung des Zentrums wird verstärkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, ferner durch Blutdrucksteigerung.

Atropin und in großen Dosen auch Curare heben die Vaguswirkung auf das Herz auf.

Nikotin wirkt erst erregend, nachher lähmend auf die Herzhemmungsnerven. Angriffspunkt des Nikotins sollen Nervenzellen sein, die in den Herzganglien in die Herzhemmungsbahnen eingeschaltet sind.

b) Die Herzbeschleunigungsnerven sind die **Nervi accelerantes**, die aus dem Rückenmark zum ersten Brustganglion und unteren Halsganglion des Sympathicus, und von da zum Plexus cardiacus gehen. Ihre Reizung hat positiv chrono-, ino-, dromo- und bathmotrope Wirkung.

Man vermutet, daß ihr Zentrum auch im verlängerten Mark liegt; dasselbe soll ebenfalls tonisch erregt sein.

Direkte elektrische Reizung des verlängerten Marks hat Beschleunigung der Pulsfrequenz zur Folge, falls zuvor, um die Wirkung der Herzhemmungsfasern auszuschalten, die Vagi durchschnitten sind.

Bei gleichzeitiger Reizung des Vagus und Accelerans überwiegt während der Reizung die Vaguswirkung, nach der Reizung die Acceleranswirkung.

Die Erregung der Zentren des Vagus und Accelerans wird ferner beeinflußt:

a) durch psychische Vorgänge: im Affekte schlägt das Herz manchmal langsamer, manchmal schneller als gewöhnlich;

b) durch Erregung zentripetaler Nerven: es gibt viele sensible Nerven, deren Erregung reflektorische Veränderung der Herztätigkeit zur Folge hat.

Z. B. tritt Herzhemmung auf bei Reizung:

α) des Nervus depressor (siehe S. 49),

β) der Baucheingeweidenerven durch Klopfen auf den Bauch (Goltzscher Klopfversuch beim Frosch).

Die Zahl der Herzkontraktionen in einer Minute beträgt beim Erwachsenen im Mittel 70, bei Kindern mehr, im ersten Lebensjahr 130.

Die Pulsfrequenz ist gesteigert bei Muskelarbeit, nach Nahrungsaufnahme, bei Temperaturerhöhung (Fieber).

Die Steigerung der Pulsfrequenz bei Muskelarbeit beruht wahrscheinlich teils auf einer direkten Einwirkung der bei der Muskeltätigkeit gebildeten Stoffwechselprodukte aufs Herz, teils auf einem von den sensiblen Muskelnerven ausgelösten Reflex, teils auf einer Mitinnervation der Herznervenzentren von seiten der Großhirnrinde her. Die Steigerung der Pulsfrequenz nach Nahrungsaufnahme beruht wahrscheinlich auf der gleichzeitigen Zunahme der Körpertemperatur.

2. Innervation der Gefäße.

Die Gefäßmuskeln (glatte Muskeln) sind am stärksten entwickelt in den Arterienwänden, schwächer in den Venen. Die Kapillaren sind auch kontraktil.

In den Gefäßwänden befinden sich außerdem Nervengeflechte für die Muskeln.

Die Gefäßmuskeln der Arterien befinden sich in einem Zustande tonischer Kontraktion von wechselnder Stärke, welche zunächst abhängig ist von Einwirkungen, die in der Gefäßwand direkt auf die Muskeln oder Nervengeflechte wirken. Die Natur dieser Einwirkungen ist zum Teil noch unbekannt.

Der Tonus der Arterienmuskeln kann beeinflußt werden:

1. direkt durch Einwirkungen auf die Muskeln oder Nervengeflechte selbst.

a) Direkt verstärkt wird der Tonus z. B.
   α) durch Dehnung der Gefäßwand infolge stärkerer Füllung der Gefäße,
   β) durch das von den Nebennieren gebildete Adrenalin, das wahrscheinlich durch direkte Erregung der Nervengeflechte der Gefäßwand den Tonus steigert,
   γ) durch lokale Abkühlung der Gefäße.
b) Direkt herabgesetzt wird der Tonus z. B.
   α) durch manche Stoffwechselprodukte der Organe (Kohlensäure u.a.),
   β) durch lokale Erwärmung der Gefäße.

2. indirekt durch Erregungen, die vom Zentralnervensystem aus auf der Bahn der vasomotorischen Nerven den Gefäßen zugeleitet werden. Die vasomotorischen Nerven sind einzuteilen in:

a) Die den Tonus steigernden, gefäßverengernden, **vasokonstriktorischen** Nerven.

Sie haben ihr Zentrum in der Medulla oblongata vom oberen Teile des 4. Ventrikels bis unterhalb des Calamus scriptorius auf beiden Seiten; vom Zentrum aus gehen Nervenfasern im Rückenmark abwärts und treten mit Nervenzellen des Rückenmarkgraus in Verbindung; von da gehen die Fasern durch die vorderen Wurzeln und die Rami viscerales in den Sympathicus. Die Sympathicusfasern gehen allein für sich (z. B. im Splanchnicus) oder mit anderen peripheren Nerven zusammen (z. B. im Trigeminus, Ischiadicus) zu den Gefäßen.

Ob zu den Gefäßen der Lungen, des Gehirns und zu den Coronararterien Gefäßnerven gehen, ist noch zweifelhaft.

Das Zentrum der Vasokonstriktoren ist in wechselnder Stärke tonisch erregt, denn Durchschneiden eines vasokonstriktorischen Nerven bewirkt eine, je nach der Stärke des Tonus verschiedene Erweiterung der von dem Nerven innervierten Gefäße.

Durchschneidet man das Rückenmark, so tritt Erweiterung der von den durchschnittenen Vasokonstriktoren versorgten Gefäße ein; nach einiger Zeit stellt sich aber der Tonus wieder her, offenbar weil die von den vasokonstriktorischen Bahnen durchsetzten Rückenmarkszellen die Funktion des Zentrums übernommen haben. Auch nach Durchschneidung peripherer vasokonstriktorischer Nerven tritt der Tonus nach einiger Zeit wieder auf, indem wahrscheinlich die Muskeln selbst automatisch erregt werden.

Die Erregung des Zentrums wird verstärkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung.

b) Die den Tonus herabsetzenden, gefäßerweiternden, **vasodilatatorischen** Nerven.

Sie verlaufen teils mit den Vasokonstriktoren zusammen durch den Sympathicus, teils gehen sie direkt aus Gehirn- und Rückenmarksnerven zu den Gefäßen. Aus dem Rückenmark treten sie zum Teil durch die hinteren Wurzeln aus.

Beispiele vasodilatatorischer Nerven:

1. In der Chorda tympani verlaufen Fasern zur Submaxillarspeicheldrüse, deren Reizung Erweiterung der Gefäße der Drüse bewirkt.

2. Reizung der Nervi erigentes (Nerven, die aus dem Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus und von da zum Penis gehen) bewirkt stärkere Blutfülle des Penis und dadurch die Erektion.

Wo die Vasodilatatoren mit den Vasokonstriktoren zusammen verlaufen, kann man sie getrennt von diesen nachweisen, weil die beiden Arten von Nerven verschiedene Erregbarkeit besitzen. Die Dilatatoren sind schon durch schwache elektrische Ströme und geringe Reizfrequenz erregbar, die Konstriktoren beanspruchen eine größere Stromstärke und Reizfrequenz.

Nach Durchschneidung der Nerven behalten die Dilatatoren ihre Erregbarkeit viel länger, bis sie absterben und degenerieren, als die Konstriktoren.

Ueber die Art, wie die gefäßerweiternden Nerven den Tonus der Muskulatur herabsetzen, ist nichts bekannt.

Man nimmt an, daß das Zentrum der Vasodilatatoren in der Medulla oblongata liegt.

Die Erregung der Gefäßnervenzentren kann verändert werden durch Reize, die auf Nervenbahnen zugeleitet werden:

a) Psychische Vorgänge können die Erregung der Zentren verstärken und schwächen (Angstblässe, Schamröte);

b) die Erregung kann durch periphere zentripetale Nerven beeinflußt werden. Man unterscheidet die reflektorisch wirksamen zentripetalen Nerven in:

α) pressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch eine Gefäßverengerung und dadurch Blutdrucksteigerung (Pression) bewirken;

β) depressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch den Blutdruck herabsetzen.

Pressorisch wirken die meisten zentripetalen Nerven.

Ein depressorischer Nerv ist der beim Kaninchen entdeckte „Nervus depressor", der vom Anfangsteil der Aorta zum Vagus und von da in das verlängerte Mark führt und dessen Erregung Sinken des Blutdrucks und gleichzeitig Herabsetzung der Pulsfrequenz bewirkt.

Die **Regulation der Blutverteilung** in den einzelnen Teilen des Körpers beruht auf der direkten und indirekten Veränderung des Tonus der kleinen Arterien. Die Blutverteilung ist so durch Verschiedenheiten des Tonus der verschiedenen Gefäßbezirke geregelt, daß jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge erhält, die er nötig hat. Die

Gefäße eines Körperteils sind umso weiter, der Blutgehalt ist umso größer, je tätiger der Körperteil ist. Gleichzeitig mit der Erweiterung in einem tätigen Körperteil geht eine Verengerung in den ruhenden Teilen einher.

In der Ruhe enthalten die Bauch- und Brustgefäße mehr als die Hälfte der ganzen Blutmenge. Während der Verdauung ist die Blutfülle der Baucheingeweide größer als in Nüchternheit. Bei Arbeitsleistung füllen sich die Blutgefäße der arbeitenden Muskeln stärker mit Blut als in der Ruhe; gleichzeitig werden die vom Splanchnicus innervierten Bauchgefäße verengt.

Eine nicht zweckentsprechende Blutverteilung, die bei Aenderung der Körperlage rein mechanisch erfolgt durch Sinken des Blutes in die tiefer gelagerten Körperteile, wird ausgeglichen durch eine der verschieden hohen Lage der Körperteile entsprechende Verschiedenheit des Tonus der einzelnen Gefäßbezirke.

Kleinere Blutverluste werden kompensiert durch allgemeine Verengerung der Gefäße. Für große Blutverluste über die Hälfte der Blutmenge reicht aber diese Kompensation nicht mehr aus; es kommt zu starkem Sinken des Blutdrucks, mangelhaftem Klappenschluß und damit zum Stillstand der Blutbewegung. Der Verblutungstod erfolgt in solchen Fällen nicht wegen Mangel an irgend einem Bestandteil des Blutes, z. B. an Hämoglobin, sondern nur wegen ungenügender Füllung der Gefäße und der damit verbundenen Kreislaufstörung. Ersetzt man das verlorene Blut durch eine indifferente Flüssigkeit (0,9% Kochsalzlösung, **Transfusion**), so stellt sich die Blutbewegung wieder her. Bei Verlusten aber von mehr als zwei Drittel der Blutmenge reicht das noch vorhandene Hämoglobin zur Unterhaltung der Atmung nicht mehr aus, es tritt der Tod trotz Wiederherstellung der Zirkulation wegen Sauerstoffmangel ein. Hier kann beim Menschen nur Transfusion von Menschenblut lebensrettend wirken. Tierblut ist wegen der globuliciden Eigenschaft des Serums dazu nicht geeignet (siehe S. 52).

In der Leiche sind die Arterien blutleer, weil bei Eintritt des Todes das Vasokonstriktorenzentrum durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung stark erregt wird, mithin die Arterien sich stark kontrahieren und das Blut aus sich auspressen.

Kapitel III. **Zusammensetzung des Blutes.**

Das Blut enthält:

1. die zu transportierenden Stoffe, nämlich:
   a) die resorbierten Nahrungsstoffe und den Sauerstoff,
   b) die Stoffwechselprodukte;

OSTEOPATHIC MEDICAL JUN 6 1918

2. gewisse Schutzeinrichtungen, nämlich:
   a) die Substanzen zur Blutgerinnung,
   b) die weißen Blutkörperchen, die zum Schutze gegen manche Fremdkörper dienen,
   c) gewisse Immunstoffe zum Schutze gegen Infektionskrankheiten.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige, salzig schmeckende, eigentümlich riechende Flüssigkeit von 1,053—1,066 spez. Gewicht. Es reagiert auf Lackmus in frischem Zustande neutral oder schwach sauer, nach einigem Stehen alkalisch infolge Entweichen von CO_2. Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes beträgt $\Delta = 0{,}56^\circ$, das entspricht einem osmotischen Druck von etwa 7 Atmosphären.

Das Blut besteht aus einer klaren, gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Plasma, und darin suspendierten körperlichen Bestandteilen, den roten und weißen Blutkörperchen, sowie den Blutplättchen.

Blut außerhalb des Körpers gerinnt wenige Minuten nach Austritt aus den Gefäßen, d. h. es erstarrt zu einer gallertigen Masse. Die Gerinnung beruht auf der Abscheidung eines Eiweißkörpers aus dem Plasma. Das ausgeschiedene Eiweiß, Fibrin, bildet ein Netzwerk, das die Blutkörperchen in ihre Maschen einschließt. Das Gerinnsel schrumpft allmählich und preßt dadurch eine klare, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Blutserum, aus sich aus. Das Gerinnsel mit den eingeschlossenen Körperchen heißt Blutkuchen. Blutplasma besteht aus Serum und dem fibrinbildenden Eiweiß. Serum ist Plasma ohne fibrinbildendes Eiweiß. Defibriniert heißt das Blut, aus dem das Fibrin z. B. durch Schlagen mit einem Stabe entfernt ist; das Fibrin bleibt dabei am Stabe hängen; das defibrinierte Blut besteht aus Körperchen und Serum.

Die Blutmenge beträgt beim Menschen etwa 7,5 % des Körpergewichts, d. s. beim erwachsenen Mann rund 5 Liter; hiervon sind 35 Volumprozent Blutkörperchen und 65 Volumprozent Plasma.

§ 1. Blutkörperchen.

1. Die roten Blutkörperchen

des Menschen sind weiche, elastische, bikonkave oder napfförmige Scheibchen mit abgerundeten Rändern, von 7—8 μ Durchmesser, 1,6 μ Dicke, 70 μ^3 Volum und 130 μ^2 Oberfläche, die bei durchfallendem Licht in dünner Schicht gelbgrün, in dicker Schicht rot aussehen und 1,100 spez. Gewicht haben; sie sind schwerer als das Plasma, daher sinken sie im stehenden Blute zu Boden.

Der Mensch und die meisten Säugetiere haben runde, kernlose rote Blutkörperchen; Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische haben ovale, kernhaltige rote Blutkörperchen.

1 mm^3 Blut enthält beim Manne etwa 5, bei der Frau 4,5 Millionen rote Blutkörperchen. Die Gesamtoberfläche der roten Blutkörperchen beträgt beim Manne 3200 m^2, bei der Frau 2900 m^2.

Durch die große Oberfläche der Blutkörperchen wird die Sauerstoffaufnahme und -abgabe bei der Lungen- und Gewebeatmung begünstigt.

Die Zahl der Blutkörperchen wird bestimmt, indem man sie in einem genau abgemessenen, um einen bekannten Betrag verdünnten Blutquantum unter dem Mikroskop in einer besonders konstruierten Zählkammer zählt.

Die Zahl der roten Blutkörperchen ist bei Bewohnern des Hochgebirges größer als bei Bewohnern des Tieflandes.

Die roten Blutkörperchen enthalten 35 % Trockensubstanzen, davon ist die wichtigste:

Der rote Blutfarbstoff, **Hämoglobin,** bildet 87—95 % der Trockensubstanz der Blutkörperchen (11—15 % des Blutes); er ist in das Stützgerüst der Blutkörperchen, das Stroma, eingelagert.

Das in den Blutkörperchen befindliche Hämoglobin löst sich in der Blutflüssigkeit nach Zusatz von Wasser, Aether, Chloroform, Galle zum Blut, ferner bei der Fäulnis, nach Erwärmen, nach mehrfachem Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes, nach Durchleitung von starken elektrischen Schlägen. Blut, dessen Blutfarbstoff gelöst ist, sieht durchsichtig (lackfarben) aus.

Die Ursache des Hämoglobinaustritts liegt entweder in der Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Körperchen und der umspülenden Flüssigkeit, oder in einer Aenderung der Permeabilität der Zellen. Ersteres tritt z. B. ein nach Wasserzusatz, es quellen die Körperchen und gehen dadurch zu Grunde; letzteres ist bedingt durch die Auflösung der Zelllipoide, z. B. in Aether etc.

Hämoglobin tritt auch aus den Blutkörperchen aus, wenn diese in das Blutserum einer anderen Tierart gebracht werden. Da solches Serum alle physikalischen Eigenschaften hat, die das Bestehen der Blutkörperchen in ihm ermöglichen, so muß die Ursache dieses Hämoglobinaustritts in chemischen Verschiedenheiten verschiedener Blutserumarten bestehen. Diese Verschiedenheiten liegen in den Eiweißkörpern. Eiweiß einer Serumart wirkt auf die Körperchen einer anderen Tierart wie ein Gift (globulicide oder hämolytische Wirkung des Serums).

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird kolorimetrisch bestimmt, indem man ein abgemessenes Blutquantum mit Wasser so verdünnt, bis die Lösung gleiche Färbkraft besitzt, wie eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt, und dann aus der Verdünnung die Hämoglobinmenge berechnet.

Die chemischen Eigenschaften des Hämoglobins siehe S. 23.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins besteht darin, daß es vermöge seiner Fähigkeit, sich mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin locker zu verbinden, als Sauerstoffträger dient (siehe S. 24 u. 59).

Das Stroma der roten Blutkörperchen, das nach dem Austritt des Blutfarbstoffs zurückbleibt, besteht aus Eiweiß, Lecithin, Cholesterin. Die Asche der roten Blutkörperchen enthält hauptsächlich Kaliumchlorid, Kaliumphosphat und Eisenoxyd.

Die roten Blutkörperchen zerfallen im Körper fortwährend in großer Zahl. Orte des Zerfalls sind Leber und Milz. Ersatz des Verlustes durch Neubildung findet im roten Knochenmark statt (beim

Embryo auch in der Leber und Milz). Dort werden kernhaltige gefärbte Blutzellen, die Erythroblasten gebildet, die sich unter Zerfall ihres Kernes in die roten Blutkörperchen umwandeln.

2. Die weißen Blutkörperchen,

auch Leukocyten genannt, haben einen Durchmesser von 4—14 μ; sie sind farblose, ein- oder mehrkernige Zellen, die ihre Gestalt wie Amöben verändern und durch Ausstrecken und Einziehen von Protoplasmafortsätzen wandern können. In Ruhe sind sie kugelig.

Man kennt mehrere Arten von Leukocyten, die sich voneinander durch ihre Größe, Gestalt, Zahl der Kerne und die Färbbarkeit des Protoplasmas unterscheiden; die physiologische Bedeutung dieser Unterschiede ist unbekannt; aus pathologischen Beobachtungen geht jedoch hervor, daß die verschiedenen Leukocyten (Lymphocyten und Myelocyten) sich verschiedenen Krankheitskeimen und Fremdkörpern gegenüber verschieden verhalten.

Die Zahl der Leukocyten beträgt etwa 7000 in 1 mm^3 Blut (1 weißes auf 700 rote), unterliegt aber erheblichen Schwankungen.

Die Leukocyten enthalten außer Wasser hauptsächlich Eiweiß (vorwiegend Nucleïne und Nucleoproteïde) und in geringer Menge Lecithin, Cholesterin und Salze.

Die weißen Blutkörperchen sind im stande, zwischen den Kapillarendothelzellen durch die Kapillarwände hindurch in die Gewebe zu wandern, daher heißen sie auch Wanderzellen. Ihre physiologische Bedeutung liegt darin, daß sie den Transport mancher ungelösten Substanzen (Fett, Pigment) vermitteln und fremde Körper (z. B. Bakterien) zerstören und entfernen. Sie treten in besonders großen Mengen da aus den Gefäßen aus, wo in den Geweben entzündungserregende fremde Stoffe sind, und bilden hier durch massenhaften Austritt den Eiter. Sie werden zu ihrer Tätigkeit angeregt durch chemische Einwirkungen.

Die weißen Blutkörperchen entstehen in den Lymphdrüsen, in der Milz und im Knochenmark (siehe S. 57).

3. Die Blutplättchen

sind farblose, stark lichtbrechende, leicht vergängliche Zellen von 2—3mal kleinerem Durchmesser als die roten Blutkörperchen, die amöboide Bewegung zeigen; ihre Zahl beträgt etwa 600000 in 1 mm^3 Blut.

Als körperliche Bestandteile finden sich auch noch im Blute die Elementarkörperchen, d. s. Fettkörnchen, die durch den Chylus in das Blut kommen, und Zerfallsprodukte der Blutkörperchen.

§ 2. Blutplasma.

Blutplasma kann rein erhalten werden, wenn man ungeronnenes Blut bei niedriger Temperatur (gegen 0° C.) stehen läßt. Die Gerinnung wird dadurch verzögert, die Körperchen senken sich, das Plasma steht als klare Flüssigkeit über den Körperchen.

Das Plasma ist eine gelbliche, in frischem Zustande neutral reagierende Flüssigkeit vom spez. Gewicht 1,03; es enthält 9 % Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß (7—8 %):

a) Serumalbumine (3—5 %).

Die Albumine unterscheiden sich voneinander durch ihr spezifisches Drehungsvermögen, ihre Koagulationstemperatur und sofern sie kristallisierbar sind (wie im Pferdeserum), durch die Kristallform.

b) Serumglobuline (3—4 %).

Der Gehalt des Plasma an Albumin und Globulin unterliegt erheblichen Schwankungen. Im allgemeinen überwiegen die Albumine im Blute des gut ernährten, die Globuline in dem des hungernden Körpers.

c) Fibrinogen (0,1—0,3 %).

Fibrinogen ist ein gelöster, globulinartiger Eiweißstoff, aus dem bei der Gerinnung das feste **Fibrin** entsteht.

Fibrinogen kann aus seiner Lösung durch Ausfällen mit gleichem Volum gesättigter Kochsalzlösung dargestellt werden. Die Menge des Fibrins ist gering, sein Volum erscheint aber groß, weil es gequollen ist. Defibriniertes Blutplasma heißt **Blutserum.**

Die Gerinnung wird bewirkt durch ein Ferment, das **Thrombin;** dieses Ferment ist im normalen Blute nicht vorhanden, es entsteht erst, wenn das Blut mit Fremdkörpern in Berührung kommt.

Solange das Blut innerhalb der gesunden Gefäßwand und unberührt von Fremdkörpern ist, gerinnt es daher nicht. Kommt Blut mit Fremdkörpern in Berührung, so bildet sich das Thrombin durch Zusammenwirkung von drei Substanzen:

1. dem Thrombogen, d. i. die im normalen Plasma gelöste Vorstufe des Thrombins,
2. der Thrombokinase, d. i. eine Substanz, die durch Zerfall von Blutplättchen entsteht und die auch aus anderen Geweben gebildet werden kann,
3. löslichen Kalksalzen. Werden die löslichen Kalksalze durch Zusatz oxalsaurer Salze ausgefällt, so kann das Thrombin nicht gebildet werden; die Gerinnung bleibt aus.

Im Blute sollen auch geringe Mengen einer gerinnunghemmenden Substanz, Antithrombin genannt, vorhanden sein; diese Substanz soll in größeren Mengen durch intravaskuläre Injektion von Proteosen gebildet werden, so daß danach die Gerinnung verhindert ist. Aehnlich wie Antithrombin wirkt auch Zusatz von Blutegelextrakt (Hirudin), von Schlangengift u. a. zum Blute gerinnunghemmend.

Die Gerinnung ist ferner zu hemmen durch Abkühlen des Blutes, durch Zusatz gesättigter Magnesiumsulfatlösung.

Die Gerinnung hat den Zweck, Blutungen aus verletzten Gefäßen zu stillen, dadurch daß das Gerinnsel die Oeffnung der Gefäße verstopft. Bei der Bluterkrankheit gerinnt das Blut nicht, daher treten hier leicht lebensgefährliche Blutungen auf.

2. Aetherextraktivstoffe: Fette, Cholesterin, Cholesterinfettsäureester, Lecithin (etwa 0,5 %).

3. Kohlehydrate, hauptsächlich Traubenzucker (0,1 %), in Spuren Fruchtzucker. In Form dieser Zucker werden die Kohlehydrate durch das Blut von einem Orte zum anderen im Körper transportiert.

4. Produkte des Stoffwechsels: Harnstoff (0,05 %), Harnsäure, Kreatin, Xanthin, Milchsäure und andere in kleinen Mengen.

5. Salze (0,8—0,9 %), hauptsächlich Kochsalz (0,6 %), neutrales und saures Natriumkarbonat, in geringerer Menge saures Calciumkarbonat, Magnesiumsulfat, Kaliumchlorid.

Im Plasma sollen auch einige Fermente (Diastase, Maltase, proteolytische Fermente, Oxydase, Katalase) enthalten sein.

Das Plasma enthält auch die ihrer chemischen Natur nach noch unbekannten, wahrscheinlich eiweißartigen Schutzstoffe oder Immunstoffe, die den Körper vor Infektionskrankheiten schützen. Sie können angeboren oder durch Ueberstehen der Krankheit erworben sein. Diese Schutzstoffe wirken dadurch, daß sie entweder die Bakterien selbst oder die giftigen Stoffwechselprodukte der Bakterien, die Toxine, unschädlich machen.

Es gibt auch solche Schutzstoffe, die auf fremdes Blut schädigend wirken, sei es, daß sie die Körperchen solchen Blutes auflösen oder agglutinieren, sei es, daß sie die dem Körper fremden Serumeiweißstoffe fällen.

Die Schutzstoffe werden wahrscheinlich von den Leukocyten gebildet.

Kapitel IV. Lymphe, Lymphdrüsen, Milz.

§ 1. Die Lymphe.

Zusammensetzung der Lymphe.

Aus den Blutkapillaren transsudiert fortwährend Flüssigkeit in die Gewebe, die als Gewebeflüssigkeit die Zellen umspült und den Gewebezellen die Nahrungsstoffe zuführt. Nach Abgabe dieser Stoffe und Aufnahme etwaiger Endprodukte des Stoffwechsels geht die Gewebeflüssigkeit aus den feinsten Gewebespalten in die Lymphbahnen als Lymphe über, die durch die großen Lymphstämme (Ductus thoracicus, Truncus lymphaticus dexter) in die Blutgefäße zurückfließt; ein Teil der Gewebeflüssigkeit gelangt freilich auch direkt durch die Kapillarwand wieder in das Blut.

Die Lymphe ist eine wasserhelle, salzig schmeckende Flüssigkeit von 1,007—1,043 spez. Gewicht, die spontan nach Austritt aus dem Körper gerinnt. Sie enthält als zellige Elemente spärliche weiße Blutkörperchen, vorwiegend Lymphocyten, und im Plasma dieselben Substanzen wie das Blutplasma, und zwar auch in ungefähr denselben Mengen außer den Eiweißstoffen, deren Menge in der Lymphe meist bedeutend kleiner ist als im Blut; nur die aus der Leber abfließende Lymphe ist reich an Eiweiß.

Die aus den Geweben ausfließende Lymphe enthält übrigens auch noch giftige Stoffwechselprodukte.

Die Lymphe, die während der Fettverdauung aus den Lymphgefäßen des Darmkanals kommt, enthält das resorbierte Fett in feiner Emulsion und sieht deshalb milchig getrübt aus; sie wird **Chylus** genannt.

Die Menge der Lymphe, die durch den Ductus thoracicus fließt, wird beim Menschen auf mehrere Liter täglich geschätzt. Die Menge der in den Organen gebildeten Lymphe ist von deren Tätigkeit abhängig.

Lymphbildung.

Bei der Transsudation der Lymphe aus den Blutkapillaren sind physikalische Vorgänge, Filtration und Osmose durch die Gefäßwand hindurch, im Spiele.

Durch Filtration allein kann aus dem Blute nur so lange Gewebeflüssigkeit abgepreßt werden, wie der Filtrationsdruck, d. i. der Kapillarblutdruck, größer ist, als der Unterschied des osmotischen Druckes im Blutplasma und im Lymphplasma, der etwa 30 mm Quecksilbersäule beträgt.

Ob die physikalischen Vorgänge allein die Lymphbildung bewirken, oder ob außerdem auch noch eine besondere Tätigkeit des Kapillarendothels dabei mitwirkt, das die Lymphe gleichsam in die Gewebe hinein sezerniert (gerade so, wie vom Drüsenepithel das Drüsensekret erzeugt wirkt), ist gegenwärtig noch unentschieden.

Lymphagoga nennt man Substanzen, die, in die Blutgefäße injiziert, vermehrte Lymphbildung zur Folge haben; sie werden eingeteilt in:

1. solche, deren Wirkung auf vermehrtem Uebertritt von Blutflüssigkeit in die Gewebe beruht: Extrakte von Blutegeln, Krebsmuskeln, Peptone u. a.;

2. solche, deren Wirkung auf Wasserentziehung aus den Geweben beruht: konzentrierte Lösungen von Kochsalz, Zucker, Harnstoff.

Lymphbewegung.

Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist der Druck, den die in den Lymphbahnen immer nachrückende, in den Geweben gebildete Lymphe ausübt, und der den Gewebeturgor erzeugt. Die Bewegung

der Lymphe wird unterstützt durch Kompression der Lymphgefäße von seiten der Skelettmuskeln, wobei rückläufige Bewegung durch Klappen verhindert wird. Auch Aspiration durch den negativen Druck des Thorax wirkt fördernd auf die Lymphbewegung.

Der Lymphbewegung dienen bei manchen Tieren noch besondere Lymphherzen.

Die serösen Höhlen (Pleura-, Perikardial-, Peritonealhöhle) können als sehr große Lymphräume angesehen werden; sie enthalten gewöhnlich spärliche Mengen seröser Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung der Lymphe gleich ist. Lösliche, in die serösen Höhlen gebrachte Substanzen werden teils durch Blutkapillaren, teils durch die Lymphgefäße resorbiert. Ueber die Kräfte, die diese Resorption bewirken, gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Sicher ist jedoch, daß an dieser Resorption die durch die Respiration bewirkte abwechselnde Erweiterung und Wiederverengerung der Lymphspalten des Zwerchfells und der Pleura beteiligt ist, wobei die Lymphe bald aus den serösen Höhlen in die Lymphspalten aufgesaugt, bald aus den Spalten in die Lymphgefäße weiter befördert wird. Auch fein verteilte feste Substanzen (z. B. Fett, Farbstoffe) können aus den serösen Höhlen auf diese Weise durch die Lymphgefäße resorbiert werden.

§ 2. Die Lymphdrüsen

bestehen aus retikulärem Gewebe, in dessen Maschen sich Zellennester befinden. Hier entstehen Leukocyten (Lymphocyten) und werden dann abgegeben an die Lymphe, die aus einem oder mehreren zuführenden Gefäßen in die Maschen eintritt und durch ein abführendes Gefäß wieder austritt.

Außer der Neubildung von Leukocyten haben die Lymphdrüsen noch die Funktion, die durchfließende Lymphe zu reinigen, giftige Stoffwechselprodukte unschädlich zu machen, sowie Bakterien und unbrauchbar gewordene Lymphzellen, die mit der Lymphe eintreten, festzuhalten und zu zerstören, so daß sie nicht in den allgemeinen Kreislauf gelangen können.

Retikuläres, von Lymphe durchströmtes Gewebe, das zur Neubildung von Leukocyten dient, findet sich übrigens auch sonst noch im Körper, z. B. an manchen Stellen unter den Schleimhäuten (Solitärknötchen, Peyersche Plaques des Darmes).

§ 3. Die Milz

besteht aus einem Gerüst, das von den Milztrabekeln gebildet wird, und das die Milzpulpa, ein retikuläres Gewebe mit vielen eingelagerten Zellen, trägt. An vielen Stellen findet man die Zellen zu Knötchen, den Milzfollikeln, angehäuft. Die Zellen der Pulpa sind teils Leukocyten, teils größere mehrkernige Zellen, teils rote Blutkörperchen,

teils solche Zellen, die rote Blutkörperchen in sich aufgenommen haben. Das Blut soll nach den Angaben der meisten Autoren aus den Kapillaren in die Maschen der Pulpa ein- und von da durch die Milzvenen herausfließen.

In der Milzkapsel befinden sich glatte Muskelfasern, von deren Kontraktionszustand die Größe der Milz abhängt. Diese Muskeln vollführen langsame rhythmische Kontraktionen.

In der Milz werden Leukocyten gebildet und an das Blut abgegeben, denn das Milzvenenblut enthält mehr Leukocyten als das arterielle. Dieser Funktion entspricht auch der anatomische Bau der Milz, der mit dem einer Lymphdrüse viele Analogien zeigt.

In der Milz werden aber auch weiße Blutkörperchen zerstört: man findet in ihr daher solche Stoffe, die aus den Zellkernen zu Grunde gegangener weißer Blutkörperchen entstehen, d. s. die Purinbasen, Zersetzungsprodukte der Kernnucleïne, die als Vorstufen der Harnsäure gelten. Wird Milzpulpa mit Sauerstoff digeriert, so bildet sich Harnsäure. Die Milz wird deshalb als ein besonderer Ort für Harnsäurebildung angesehen.

In der Pulpa finden sich ferner Zellen, die rote Blutkörperchen in verschiedenen Stadien des Zerfalls enthalten; in der Milz werden also auch rote Blutkörperchen zerstört. Auch sollen in der Milz rote Blutkörperchen neugebildet werden.

Die Milz kann exstirpiert werden, ohne daß der Körper zu Grunde geht; ihre Funktionen können also von anderen Organen (Lymphdrüsen, rotem Knochenmark, Leber) ganz übernommen werden.

Die Milz ist in vielen Fällen von Infektionskrankheiten stark vergrößert. Es kommt ihr dabei offenbar die Aufgabe zu, durch ihre in gesteigertem Maße produzierten Zellen die Krankheitserreger unschädlich zu machen.

Kapitel V. Blutgase und Chemie der Atmung.

§ 1. Blutgase.

Zur Blutgasanalyse bringt man das körperwarme Blut in einen luftleeren Raum; die Gase entweichen dann in den luftleeren Raum, können danach aufgefangen und analysiert werden. Zur Erzeugung des Vakuums bei der Blutgasanalyse bedient man sich der Quecksilberluftpumpe.

Das Blut gibt an das Vakuum Sauerstoff und Kohlensäure ab. Diese Gase sind in dem Blute nur zu einem geringen Teile physikalisch gelöst; größtenteils sind sie chemisch gebunden, denn der Gehalt des Blutes an diesen Gasen ist:

1. größer, als aus dem Absorptionskoeffizient der Gase zu berechnen ist.

Vom Sauerstoff kann im arteriellen Blute nur etwa 0,3 Volumprozent, von der Kohlensäure im venösen nur etwa 2,2 Volumprozent gelöst sein.

2. nicht proportional dem über dem Blute lastenden Partiardruck[1]) der Gase, was bei physikalischer Lösung der Fall sein müßte.

Die chemische Bindung ermöglicht in gleicher Zeit den Transport größerer Gasmengen, als wenn die Gase rein physikalisch gelöst wären.

Der **Sauerstoff** ist an das Hämoglobin gebunden zu **Oxyhämoglobin.**

Die **Kohlensäure** ist gebunden

1. größtenteils an Bestandteile des Plasma, nämlich hauptsächlich an Natrium zu **Natriumbikarbonat** und in geringer Menge auch an Calcium zu saurem Calciumkarbonat;

2. zu einem kleinen Teil an Hämoglobin in den roten Blutkörperchen.

Die Verbindungen der Gase mit den Bestandteilen des Blutes sind leicht dissoziierbar, d. h. sie zersetzen sich leicht so, daß die Gase frei werden.

Bei einer dissoziierbaren Verbindung, bei der durch die Dissoziation ein gasförmiger Bestandteil entsteht, ist der Dissoziationsgrad abhängig von dem Druck des Gases und von der Temperatur.

Im Vakuum wird körperwarmes Oxyhämoglobin vollständig dissoziiert (nicht aber bei 0°); im übrigen wächst der Gehalt einer Hämoglobinlösung an chemisch gebundenem Sauerstoff mit dem Partiardruck des Sauerstoffs, aber nicht proportional.

Aus Natriumbikarbonat kann durch einfache Dissoziation nur ein kleiner Teil der Kohlensäure abgespalten werden. Im Vakuum und in den Lungen entweicht aber die Kohlensäure des Blutes nicht nur aus den sauren, sondern sogar aus den neutralen Karbonaten, weil im Blute Substanzen von schwach saurem Charakter sind, die die Kohlensäure aus ihren Verbindungen mit dem Alkali austreiben. Solche Substanzen sind saure Eiweißstoffe, die teils im Serum schon vorhanden sind, teils aus den Körperchen austreten.

Der Gehalt des Blutes an Gasen ist ungefähr:

	a) Arterielles Blut:	b) Venöses Blut:
Sauerstoff . .	22 Volumprozent	11 Volumprozent
Kohlensäure .	33 „	44 „

Die Gasvolumina sind auf das Normalvolum von 0° C. Temperatur und 760 mm Hg Druck berechnet angegeben. Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes entspricht nahezu dem größten durch chemische Bindung möglichen. Der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes dagegen beträgt noch nicht die Hälfte des größten durch chemische Bindung möglichen.

---

[1]) In einem Gasgemenge ist der Partiardruck eines der Gase der Anteil am Gesamtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt.

Stickstoff ist auch aus dem Blute in geringen Mengen (höchstens 2 %) durch Auspumpen zu erhalten.

Das arterielle Blut ist hellrot, das venöse dunkelrot.

Die verschiedene Helligkeit des arteriellen und venösen Blutes ist durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt, denn Oxyhämoglobin absorbiert weniger Licht, als reduziertes Hämoglobin. Auch künstlich läßt sich arterielles Blut durch Sauerstoffentziehung (Schütteln mit sauerstofffreien Gasen) dunkelrot machen, venöses durch Schütteln mit Sauerstoff hellrot.

Bei der Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse nimmt infolge der Kohlensäureaufnahme die Konzentration des Plasma zu, weil die roten Blutkörperchen durch Wasseraufnahme aus dem Plasma quellen; auch wird durch die Massenwirkung der Kohlensäure aus dem Kochsalz Salzsäure frei gemacht, die in die Blutkörperchen übergeht, während Natriumkarbonat zurückbleibt. Bei der Arterialisierung findet der umgekehrte Vorgang statt.

Das venöse Blut findet sich in den Venen (außer Lungenvenen), dem rechten Herzen und der Lungenarterie, das arterielle Blut in den Arterien (außer Lungenarterie), dem linken Herzen und den Lungenvenen.

Die Umwandlung des venösen Blutes in das arterielle geschieht also durch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe in den Lungen: **Lungenatmung.**

Die Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse geschieht durch Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme in den Geweben: **Gewebeatmung.**

§ 2. Die Lungenatmung.

In den Lungen tauscht das Blut mit der atmosphärischen Luft Gase aus.

Die in die Lungen eingeatmete atmosphärische Luft enthält 21 % Sauerstoff und 0,04 % Kohlensäure; der Rest ist Stickstoff.

Diese Luft mischt sich in den Lungen mit der Alveolenluft, welche etwa 15 % Sauerstoff und 5 % Kohlensäure enthält.

Die alsdann aus den Lungen ausgeatmete Luft enthält 16 % Sauerstoff und 4 % Kohlensäure.

Mit der Alveolenluft tauscht das Blut Gase aus, die durch die Alveolen- und Kapillarwände hindurch diffundieren. Bei Gasdiffusion wandern die Gase von den Orten höheren Gasdrucks zu den Orten niedrigeren Gasdrucks.

Die für den Gasaustausch in Betracht kommende Oberfläche der Lungenalveolen wird auf 90 m^2 geschätzt.

Der Gasdruck oder die Gasspannung der Blutgase wird angegeben durch den Partiardruck des betreffenden Gases im Raum über dem Blute, der nötig ist, um den Gasgehalt des Blutes konstant zu halten.

Gleichzeitige Bestimmungen des Gasdrucks in der Alveolenluft und

im Blute haben ergeben, daß tatsächlich im Blute der Sauerstoffdruck kleiner, der Kohlensäuredruck größer ist, als in der Alveolenluft, so daß also Sauerstoff in das Blut, Kohlensäure aus dem Blut diffundieren kann.

Freilich liegen Angaben vor, daß manchmal im arteriellen Blute der Sauerstoffdruck größer, der Kohlensäuredruck kleiner ist, als in der Alveolenluft. Falls diese Angaben richtig sein sollten, würde der Schluß zu ziehen sein, daß das Lungenepithel sich aktiv an dem Gasaustausch beteiligt (gerade so, wie die Drüsenzellen an der Sekretion).

Der ins Blut aufgenommene Sauerstoff begünstigt die Kohlensäureabgabe, weil er die Kohlensäurespannung erhöht. Das beruht wahrscheinlich darauf, daß von den Blutkörperchen Substanzen abgegeben werden, die sauren Charakter haben.

Der niedrigste Sauerstoffdruck, bei dem die Atmung des ruhenden Körpers noch erfolgen kann, beträgt etwa die Hälfte des in der Atmosphäre bei Normalbarometerstand vorhandenen.

Der erwachsene Mensch nimmt in 24 Stunden etwa 700 g oder 500 Liter Sauerstoff auf und gibt 900 g oder 450 Liter Kohlensäure ab.

Das Verhältnis des exspirierten Kohlensäurevolums zum inspirierten Sauerstoffvolum heißt der **respiratorische Quotient**; über seine Größe unter verschiedenen Bedingungen siehe Kapitel XIII.

Außer durch die Lungen wird auch durch die Haut Kohlensäuregas gewöhnlich nur in geringen Mengen ausgeschieden (8 g täglich); diese Ausscheidung ist bei starker Schweißsekretion erheblich gesteigert.

§ 3. Die Gewebeatmung

besteht darin, daß vom Blut Sauerstoff an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure aus denselben aufgenommen wird. Die Sauerstoffabgabe erfolgt, weil der Sauerstoffdruck im Blute größer ist als in den Geweben, wo er wegen des fortwährenden Sauerstoffverbrauchs gleich 0 ist. Die Kohlensäure, die bei den Verbrennungen in den Geweben entsteht, häuft sich dort so an, daß ihr Druck dort größer ist, als im Blut, und daß sie daher ins Blut übergehen muß.

Die Sauerstoffabgabe in den Geweben soll auch dadurch noch erleichtert werden, daß durch die Kohlensäureaufnahme der Sauerstoffdruck des Blutes erhöht wird.

Die physiologischen Verbrennungen, bei denen der Sauerstoff des Blutes verbraucht und die Kohlensäure gebildet wird, finden hauptsächlich nicht in dem Blute selbst statt, sondern in den Geweben aus folgenden Gründen:

1. Die Größe der physiologischen Verbrennungen ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Blutgehalt des Körpers. Warmblüter zeigen nach erheblichen Aderlässen keine Veränderung der Größe der Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung, und bei Kaltblütern (Frosch) können sogar die physiologischen Verbrennungen weiter vor sich gehen, wenn alles Blut entzogen und verdrängt ist durch physiologische Kochsalzlösung, die man in das Gefäßsystem eingespritzt hat.

2. Würden die Verbrennungsprozesse, auf denen die Tätigkeit der Muskeln beruht, in dem Kapillarblut der Muskeln stattfinden, so müßte

die Muskelfaser ihre Arbeit leisten, indem sie die Wärme, die ihr aus dem Blute zugeführt würde, in mechanische Arbeit verwandelte. Durch Erwärmen der Muskelfasern kann man aber nicht so kräftige Kontraktionen erzielen, wie bei der physiologischen Erregung, wenn man nicht Temperaturen anwendet, die das Leben der Muskelfasern vernichten (siehe Kapitel XV). Ueberdies lassen sich Muskeln, aus deren Gefäßen das Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült ist, ja sogar isolierte Muskelfasern durch Erregung zur Kontraktion bringen.

Kapitel VI. **Atembewegungen.**

Die Atembewegungen haben den Zweck, durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Lungen Luft in die Lungenalveolen einzusaugen und nach dem Gasaustausch mit dem Lungenkapillarblut wieder auszustoßen.

§ 1. Die Gestaltveränderung der Brusthöhle und der Lungen.

Die Atembewegungen bestehen in abwechselnder Erweiterung (Inspiration) und Wiederverengerung (Exspiration) der Brusthöhle in allen Richtungen.

1. Die Erweiterung der Brusthöhle in der Längsrichtung geschieht durch Kontraktion des Zwerchfells, das nach unten rückt durch Abflachung seiner Wölbung. An dieser Abwärtsbewegung beteiligen sich hauptsächlich die muskulösen Teile, weniger die sehnige Kuppe des Zwerchfells. Die peripheren Teile des Zwerchfells, die in Exspirationsstellung der Brustwand anliegen, heben sich bei Inspiration von der Wand ab. Bei der Exspiration drängen die Baucheingeweide das Zwerchfell wieder in die Brusthöhle zurück.

2. Die Erweiterung der Brusthöhle in den queren Richtungen geschieht durch die Erhebung der Rippen.

Jede Rippe ist gelenkig verbunden mit der Wirbelsäule an zwei Stellen:

1. durch ihr Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern,
2. durch ihr Tuberculum mit dem Querfortsatze eines Wirbels.

Die Achse, um die sich die Rippe dreht, geht durch ihren Hals, also ungefähr horizontal von vorne innen nach hinten außen.

Die Rippen sind nach vorne abwärts geneigt. Durch ihre Erhebung wird der Grad dieser Neigung vermindert. Dabei wird der Querschnitt der Brusthöhle sowohl in sagittaler als in frontaler Richtung vergrößert,

weil der horizontale Abstand des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule zunimmt, und weil die Seitenteile der Rippe weiter nach außen rücken. Zugleich mit den Rippen wird das Brustbein gehoben und vorwärts bewegt. Die Erhebung der Rippen und des Brustbeins ist verbunden mit Verbiegungen der Rippenknorpel. Dabei wird der nach oben konkave Winkel, den die Rippenknorpel bilden, vergrößert.

Die Rippenhebung bei ruhiger Atmung geschieht durch die Musculi intercostales externi und intercartilaginei.

Die Fasern der Intercostales externi gehen zwischen je zwei Rippen von oben hinten nach unten vorn. Die Kontraktion der Fasern bewirkt Hebung beider Rippen, weil dadurch die untere von den beiden Rippen an einem längeren Hebelarm mit gleicher Kraft aufwärts, wie die obere abwärts gezogen wird, und weil die Befestigung der Rippen am Brustbein zur Folge hat, daß beide Rippen gleichzeitig entweder gehoben oder gesenkt, nicht aber gegeneinander bewegt werden können.

Die Fasern der Intercartilaginei gehen in der Richtung von oben innen nach unten außen zwischen zwei in demselben Sinne wie die Fasern ge-

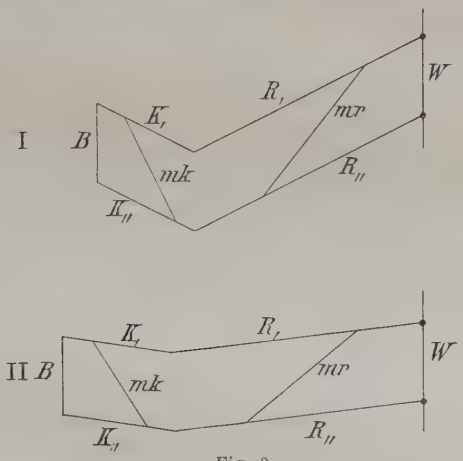


Fig. 2.

neigten Rippenknorpeln. Auch hier nähern sich die Insertionspunkte einer Faser nur bei gleichzeitiger Hebung beider Knorpel. Die Intercartilaginei wirken aber bloß an den unteren Rippenknorpeln in dieser Weise.

In der schematischen Darstellung Fig. 2 bedeute W die Wirbelsäule, B das Brustbein, R_I und R_{II} zwei Rippen mit der Faser m r des Intercostalis externus, K_I und K_{II} zwei Knorpel mit der Faser m k des Intercartilagineus. I ist die Stellung in Exspiration, II in Inspiration. Man sieht, daß m r und m k in II kürzer sind als in I.

Bei angestrengter Inspiration beteiligen sich noch an der Rippenhebung:

1. Muskeln, die von der Wirbelsäule und dem Schädel ausgehen und den Brustkorb heben: Scaleni, Serratus posticus superior, Sternocleidomastoideus.
2. Muskeln, die von der Wirbelsäule und dem Schädel zum Schultergürtel gehen, diesen heben und so den Brustkorb entlasten: Oberer

Teil des Trapezius, Rhomboideus major und minor, Levator anguli scapulae.

3. Muskeln, die vom Schultergürtel ausgehen, und, wenn dieser fixiert ist, den Brustkorb heben: Pectoralis major und minor, Serratus anticus major.

Bei angestrengter Inspiration kontrahieren sich auch die Levatores alae nasi, die die Nasenöffnung erweitern, und die Cricoarytaenoidei postici, die die Stimmritze erweitern.

Die exspiratorische Rippensenkung erfolgt gewöhnlich nur dadurch, daß der Brustkorb durch die Schwerkraft und die Elastizität der verbogenen Rippenknorpel herabgezogen wird. Bei stärkerer Exspiration beteiligen sich auch die Musculi intercostales interni, deren Fasern sich mit denen der Externi kreuzen und daher diesen entgegengesetzt wirken.

Bei sehr angestrengter Exspiration beteiligen sich an der Rippensenkung: Serratus posticus inferior, Latissimus dorsi; ferner die Bauchdeckenmuskeln und der Quadratus lumborum, die nicht nur die Rippen senken, sondern zugleich durch Druck auf die Baucheingeweide die Emporwölbung des Zwerchfells begünstigen.

Der Mann atmet vorwiegend mit dem unteren Teile des Brustkorbs, die Frau mit dem oberen.

Bei geringer Füllung des Darms mit Speise, Kot oder Darmgasen sinkt der intraabdominale Druck etwas bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Bei starker Füllung des Darms steigt der intraabdominale Druck bei der Inspiration und nimmt ab bei der Exspiration.

Die Lungen sind zwei Säcke mit dehnbarer, elastischer Wand, die in die Brusthöhle luftdicht eingesetzt sind, so daß ihre Außenfläche (Pleura pulmonalis) überall der Innenfläche der Brusthöhlenwand (Pleura costalis) anliegt, ohne mit ihr verwachsen zu sein. Die innere Lungenoberfläche ist sehr vergrößert durch dünne, häutige Vorsprünge, die Alveolenwände. Der Innenraum der Lungensäcke steht durch die Luftwege (Bronchien, Luftröhre, Rachen, Nase) in Kommunikation mit der atmosphärischen Luft.

Der atmosphärische Luftdruck wirkt demnach auf die Innenfläche der Luftsäcke und hält die Außenfläche der dehnbaren Lungenwand gegen die Thoraxwand angedrückt. Bei Thoraxerweiterung dehnt der Luftdruck die Lungensäcke und erweitert sie.

Schon in der Exspirationsstellung des Thorax sind die Lungenwände gedehnt. Oeffnet man an einer Leiche die Thoraxwand von außen, so daß Luft zwischen die Pleuren eindringen kann, so ziehen sich die Lungen von der Thoraxwand zurück. Verbindet man vor der Eröffnung des Thorax die Luftröhre luftdicht mit einem Manometer, so gibt dasselbe nach Eröffnung des Thorax den Druck an, der durch die Spannung der Lungenwand bewirkt ist. Im Pleura-

raum herrscht dementsprechend auch schon bei Exspirationsstellung ein negativer Druck, und zwar —5 mm Hg. Bei gewöhnlicher Inspiration geht dieser Druck auf etwa —9 mm herab, bei angestrengter Inspiration auf —40 mm.

§ 2. Die respiratorischen Druckänderungen der Lungenluft und die Atemgröße.

Bei der inspiratorischen Erweiterung der Lungen sinkt der Druck im Lungenluftraum, bei der exspiratorischen Verengerung steigt er. Die inspiratorische Druckverminderung hat zur Folge, daß Luft von außen eingesaugt wird, die exspiratorische Drucksteigerung bewirkt, daß Luft nach außen ausgepreßt wird. Die respiratorischen Druckänderungen betragen in beiden Fällen bei ruhiger Atmung 1—3 mm Quecksilbersäule; bei angestrengter Atmung können die Druckschwankungen größer werden.

Die Atemgröße wird dadurch bestimmt, daß man die eingeatmete Luft in ein zur Messung von Luftvolumina eingerichtetes Gasometer (Spirometer) ausatmet, oder daß man die einzuatmende oder ausgeatmete Luft durch Gasuhren streichen läßt.

Ein Teil der eingeatmeten Luft kommt bei dem Gasaustausch in den Lungen nicht zur Verwertung, weil er nicht in die Alveolen gelangt, sondern in den Luftwegen (Trachea, Bronchien, Nase) bleibt. Die Größe dieses „schädlichen Raumes" beträgt 100—150 cm^3.

Respirationsluft heißt die bei ruhiger Atmung ein- resp. ausgeatmete Luft: sie beträgt beim erwachsenen Manne 500 cm^3.

Komplementärluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Inspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Inspiration eingeatmet werden kann; sie beträgt etwa 2500 cm^3.

Reserveluft heißt die Luft, die von einer gewöhnlichen Exspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Exspiration ausgeatmet werden kann; sie beträgt 1500 cm^3.

Diese Luftvolumina zusammen bilden die vitale Kapazität, 4500 cm^3 beim erwachsenen Manne von etwa 1,7 m Körperlänge, d. i. das größtmögliche ein- und auszuatmende Luftvolum.

Residualluft heißt die Luft, die nach tiefster Exspiration noch in der Lunge zurückbleibt; sie beträgt etwa 1200 cm^3.

Bei gewöhnlicher Atmung enthalten die Lungen also auch noch in der Exspirationsstellung 2700 cm^3 Luft, mit der sich die Respirationsluft mischt. Reine atmosphärische Luft ist daher niemals in den Lungen vorhanden.

Ventilationsgröße nennt man das Verhältnis des in die Lungen eingeatmeten Luftquantums zu dem gesamten Luftgehalt der Lungen. Bei gewöhnlicher Atmung beträgt die Ventilationsgröße $^1/_6$—$^1/_7$, bei tiefster Atmung $^4/_5$.

Die eingeatmete Luft wird auf ihrem Wege zu den Lungen durch

Wärmeabgabe und Wasserverdunstung von den Schleimhäuten auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt, so daß die ausgeatmete Luft körperwarm und mit Wasserdampf gesättigt austritt.

Staub, der mit der eingeatmeten Luft in die Luftwege gelangt, wird durch die Flimmerbewegungen des Schleimhautepithels der Luftwege wieder herausbefördert.

Atmungsgeräusche. Durch die Luftbewegung bei der Atmung entstehen Geräusche, die man an der Brustwand hört. Ueber der Luftröhre und den großen Bronchien hört man ein dem „ch" ähnliches blasendes Geräusch („bronchiales" Atmen) sowohl bei Inspiration als bei Exspiration. Ueber dem Lungengewebe hört man ein schlürfendes Geräusch („vesikuläres" Atmen), bei der Inspiration stark, bei der Exspiration schwach.

§ 3. Frequenz und Rhythmus der Atembewegungen, Innervation der Atemmuskeln.

Der Erwachsene führt normal etwa 18 Atemzüge in der Minute aus, das Kind mehr (im ersten Lebensjahr im Mittel 44).

Die Atembewegungen erfolgen so, daß auf eine Inspiration sofort die nächste Exspiration folgt. Die Dauer der Inspiration verhält sich zu der der Exspiration etwa wie 6 : 7. Zwischen dem Ende der Exspiration und dem Beginn der nächsten Inspiration liegt in der Regel eine kleine Atempause.

Die motorischen Nerven für die Atemmuskeln verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln des Hals- und Brustteils. Es sind der Phrenicus für das Zwerchfell und die Nervi intercostales für die Interkostalmuskeln.

Das Atemzentrum liegt im verlängerten Mark zu beiden Seiten der hinteren Spitze der Rautengrube. Verletzung dieser Stelle hat plötzlichen Tod wegen Atmungsstillstand zur Folge (daher wurde die Stelle Lebensknoten genannt).

Das Zentrum besteht aus Inspirations- und Exspirationszentrum, die abwechselnd in Aktion treten: es ist doppelseitig; die Zentren beiderseits sind aber durch Kommissurenfasern so verbunden, daß sie immer gleichzeitig erregt werden.

Die zentrifugalen Nervenbahnen vom Atemzentrum zu den motorischen Ursprungskernen der Atemnerven verlaufen teils gleichseitig, teils gekreuzt, hauptsächlich in den Seitensträngen, weniger in den Vordersträngen des Rückenmarks (Respirationsbündel).

Die Erregung des Atemzentrums
kann direkt und indirekt erfolgen.

1. Direkte Erregung: Die Atembewegungen erfolgen in der Norm unwillkürlich, weil das Atemzentrum fortwährend direkt er-

regt wird. Seine Erregung ist automatisch, nicht reflektorisch, weil das Zentrum auch nach Durchschneidung aller zentripetalen Nerven, die Erregungen zuleiten könnten, seine Tätigkeit beibehält.

Der normale Atemreiz ist Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute.

Bei der gewöhnlichen ruhigen Atmung, der **Eupnoë,** dient die Kohlensäure allein als Atemreiz. Sauerstoffmangel wirkt erst, wenn er hochgradig wird.

Der Sauerstoffmangel wirkt wahrscheinlich nicht direkt erregend, sondern durch Vermittlung von sauren Stoffwechselprodukten, die sich bei Sauerstoffmangel bilden und als Atemreize dienen.

Auch im tätigen Muskel sollen sich infolge des lokalen Sauerstoffmangels solche Stoffe neben Kohlensäure bilden, die ins Blut gelangen und das Atemzentrum erregen.

Wird das Blut durch einige tiefe Atemzüge stark ausgelüftet, so enthält es so wenig Kohlensäure, daß das Atemzentrum nicht erregt wird. Es tritt Atemruhe, **Apnoë,** ein.

Die Apnoë beruht allerdings zum Teil auch auf einer durch die Lungenaufblähung bewirkten Erregung zentripetaler atemhemmender Vagusfasern (siehe S. 68), denn sie ist nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung schwieriger zu erhalten.

Der Fötus im Mutterleibe befindet sich ganz oder nahezu in Apnoë, weil sein Blut einen genügenden Gasaustausch in der Placenta erfährt, und weil das Atemzentrum des Fötus weniger erregbar ist, als das des Erwachsenen. Wird beim Fötus die Zirkulation in der Nabelschnur etwa durch Kompression derselben oder der Gasaustausch in der Placenta durch vorzeitige Lösung der Placenta verhindert, so tritt Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im fötalen Blute ein, die zu vorzeitigen Atembewegungen vor der Geburt führen können. Schwache Spuren von Atembewegungen zeigt der Fötus allerdings auch schon in der Norm gegen Ende der Schwangerschaft.

Wird durch mangelhafte Auslüftung das arterielle Blut kohlensäurereicher und sauerstoffärmer als in der Norm, so wird die Erregung des Zentrums verstärkt, die Atemzüge werden tiefer und oft auch häufiger: **Dyspnoë,** Atemnot. Starker anhaltender Kohlensäurereichtum und Sauerstoffmangel führen schließlich zum Tode durch Lähmung des Atemzentrums: Erstickung, **Asphyxie.**

Die Erregung des Atemzentrums durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung ist zweckmäßig, weil so die Stärke der Atembewegungen dem Atembedürfnis des Organismus angepaßt wird.

Temperaturerhöhung verstärkt die Erregung des Atemzentrums: Wärmedyspnoë (z. B. im Fieber).

2. Indirekte Erregung des Atemzentrums kommt zu stande dadurch, daß dem Zentrum Reize auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Vom Großhirn aus durch psychische Einflüsse können Zahl,

Tiefe und Rhythmus der Atemzüge verändert werden. Einerseits können wir willkürlich bis zu einem gewissen Grade die Atmung beeinflussen, anderseits wird die Atmung unwillkürlich beeinflußt durch Gemütsbewegungen (Schreck, Zorn etc.).

Ein Hemmungszentrum für die Erregung des Atemzentrums soll in der Vierhügelgegend liegen.

b) Reflektorische Veränderungen der Atmung sind z. B. die Exspirationsstöße, die Niesen und Husten heißen und ausgelöst werden, wenn die sensiblen Nerven in der Schleimhaut der Nase (Trigeminus) und des Kehlkopfes (Laryngeus superior) gereizt werden. Außerdem wird durch zahlreiche andere sensible Reize die Atmung reflektorisch beeinflußt.

Die bemerkenswertesten Atemreflexe werden durch zentripetale, in den Lungen endigende **Vagusfasern** vermittelt. Es gibt zweierlei Arten solcher Vagusfasern, nämlich:

1. Inspirationhemmende oder exspiratorisch wirkende Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch die Dehnung, die die Lungenwand bei der Inspiration erleidet, und die den Zweck haben, die Inspiration abzukürzen, sobald die für die Einatmung notwendige Lungenerweiterung erreicht ist. Der Nachweis solcher Fasern ergibt sich aus folgenden Tatsachen:

a) Nach doppelseitiger Vagusausschaltung sind die Inspirationen vertieft und verlängert.

b) Bläht man bei einem Tiere die Lungen künstlich durch Einblasen von Luft stark auf und hält sie aufgeblasen, so werden die exspiratorisch wirksamen Vagusfasern dadurch so stark gereizt, daß es zu einem längeren Atemstillstand in Ruhestellung der Inspirationsmuskeln kommt.

2. Exspirationhemmende oder inspiratorisch wirkende Vagusfasern, deren Endigungen in den Lungen mechanisch gereizt werden durch Zusammenziehung der Lungenwand. Sie werden allerdings noch nicht bei gewöhnlicher Exspiration erregt, sondern erst bei starker Zusammenziehung der Lungen, wie sie durch kräftige aktive Exspiration hervorgebracht wird. Durch die Erregung dieser Fasern werden die Exspirationsmuskeln in analoger Weise vor unnötiger Anstrengung geschützt, wie durch die Erregung der inspirationhemmenden Fasern die Inspirationsmuskeln geschützt werden.

Bei künstlicher Reizung des zentralen Stumpfes eines durchschnittenen Vagus erhält man keine konstanten Versuchsergebnisse, weil dadurch die beiden entgegengesetzt wirkenden Faserarten gleichzeitig gereizt werden, und manchmal die Wirkung der einen, manchmal die der anderen überwiegt.

Kapitel VII. Nahrung.

§ 1. Nahrungsstoffe.

Nahrungsstoffe sind die Stoffe, die der Organismus aufnehmen muß, um die durch die Lebensprozesse verbrauchten Bestandteile zu ersetzen.

Beim heranwachsenden Organismus dienen die Nahrungsstoffe auch zum Wachstum.

Die Nahrungsstoffe werden eingeteilt in:

1. Anorganische, d. s. Nahrungsstoffe, die dem Organismus keine zu seinen Leistungen verwertbare Energie zuführen (Wasser, Salze).

2. Organische, d. s. energiereiche Substanzen, die bei ihrer physiologischen Verbrennung dem Organismus die Energie zu seinen Leistungen liefern, und zwar:

a) stickstoffhaltige: Eiweiß;

b) stickstofffreie: Kohlehydrate und Fette.

Die energieliefernden Nahrungsstoffe pflegt man auch Nahrungsstoffe in engerem Sinne zu nennen.

Zu den energieliefernden Nahrungsstoffen gehört streng genommen auch der eingeatmete Sauerstoff, weil durch die chemische Vereinigung der genannten energieliefernden Stoffe mit dem Sauerstoff chemische Energie frei wird.

Das eingeführte **Wasser** dient zum Ersatz des durch die Sekrete, den Kot und die Exspirationsluft ausgeschiedenen Wassers. Die Größe des Wasserbedarfs richtet sich nach der Größe dieser Wasserabgabe. Das im Körper selbst durch Verbrennung der wasserstoffhaltigen organischen Substanzen entstehende Wasser (etwa 350 cm^3 in 24 Stunden) kann nur einen kleinen Teil dieses Wasserverlustes decken, da der erwachsene Mann täglich 2—2,5 Liter Wasser bedarf.

Die zur Ernährung nötigen **Salze** ersetzen zum Teil die aus den Gewebeflüssigkeiten durch die Ausscheidungsorgane entfernten Salze; zum Teil aber beteiligen sie sich auch am Aufbau gewisser organischer Substanzen (z. B. Hämoglobin). Zu den Nährsalzen gehören:

Alkaliphosphate, sind beteiligt beim Aufbau der Gewebe. Nur bei Gegenwart von Kaliumphosphat kann sich die Zellsubstanz regenerieren.

Calcium- und Magnesiumphosphat, dienen hauptsächlich zum Aufbau des Skeletts.

Eisensalze, dienen zur Bildung des roten Blutfarbstoffs.

Der Bedarf an Eisen scheint allerdings in der Regel durch organisch gebundenes Eisen (eisenhaltige Nucleoproteïde), das zusammen mit den anderen Nahrungsstoffen in den Nahrungsmitteln vorkommt, so vollständig gedeckt zu werden, daß daneben Eisensalze nicht mehr eingeführt zu werden brauchen.

Die bisher genannten Nährsalze sind schon in den gewöhnlich aufgenommenen Nahrungsmitteln in hinreichender Menge enthalten, so daß sie der Nahrung nicht besonders zugesetzt werden müssen. Anders verhält sich in dieser Hinsicht das

Kochsalz, das nicht nur zum Ersatz des aus den Körperflüssigkeiten an die Sekrete abgegebenen Kochsalzes dient, sondern zugleich ein Genußmittel (siehe S. 76) ist, und deshalb in größerer Menge aufgenommen wird, als dem eigentlichen Kochsalzbedarf entspricht. Kochsalz wird der Nahrung zugesetzt. Die durchschnittliche Kochsalzzufuhr für einen erwachsenen Mann beträgt etwa 17 g, der eigentliche Kochsalzbedarf dagegen nur etwa 2 g täglich.

Das Bedürfnis der Kochsalzaufnahme ist bei Völkerschaften, die nur vegetabilische Kost verzehren (Neger), größer, als bei Fleisch essenden Völkern (Samojeden, Tungusen). Die Ursache dieser Erscheinung wird darin gesucht, daß die Vegetabilien wenig Kochsalz und viel Kalisalze enthalten. Das kohlensaure Kalium geht im Körper mit dem Chlornatrium eine Umsetzung ein, so daß Natriumkarbonat und Chlorkalium entsteht. Das Blut sucht sich dieser Substanzen durch die Nieren zu entledigen. So würde durch die Kalisalze die Ausfuhr von Chlor und Natrium gesteigert werden, und es müßte in der Nahrung mehr Chlor und Natrium aufgenommen werden.

Die Nährsalze ersetzen nicht nur die gleichartigen Salze des Körpers, sondern sie dienen auch zur Bildung anderer im Organismus vorhandener Salze, die nicht als solche in der Nahrung aufgenommen werden (z. B. der Alkalikarbonate).

Anhaltender Mangel an Salzen in der Nahrung (Salzhunger) bei sonst ausreichender Ernährung bewirkt nach einiger Zeit den Tod.

Von den organischen Nahrungsstoffen dient das **Eiweiß** zum Ersatz des bei den Lebensprozessen zerstörten Organeiweiß. Es gibt keine andere stickstoffhaltige Verbindung, die, dem Körper zugeführt, ihn auf seinem Eiweißbestand zu erhalten vermag, außer Eiweiß selbst. Das Eiweiß ist daher die zur Gewebebildung unbedingt notwendige Substanz. Aber nicht alle Eiweißstoffe sind dazu im stande, denn die Albuminoide (Leim) können nicht als Gewebebildner das Eiweiß ersetzen (siehe S. 28). Im übrigen scheinen die verschiedenen anderen Eiweißstoffe (Proteïne,

Proteïde, Proteosen) für den Ersatz des Körpereiweiß bei der Ernährung alle gleichwertig zu sein. Jedenfalls ist es nicht notwendig, daß dieselben Eiweißarten, die sich im Körper finden, auch in der Nahrung zugeführt werden; der Körper vermag vielmehr die ihm eigentümlichen Eiweißarten aus andersartigem Eiweiß der Nahrung zu bilden.

Das Eiweiß enthält sämtliche, zum Ersatz der brennbaren Substanzen des Körpers nötigen Elemente, Fette und Kohlehydrate nur einen Teil, nämlich nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Deshalb muß das Eiweiß allein auch genügen, den Gesamtbedarf des Körpers an brennbaren Nahrungsstoffen zu decken. Tatsächlich kann man die Fleischfresser mit Eiweiß allein ernähren. Der Mensch und die Pflanzenfresser lassen sich jedoch nicht auf die Dauer nur mit Eiweiß ernähren, weil sie so viel Eiweiß, wie dem Nahrungsbedürfnis entspricht, nicht verdauen können.

Die **Fette** und **Kohlehydrate** dienen als Brennmaterial, das dem Körper Energie zur Wärmebildung und Arbeitsleistung liefert. Die gleiche Bedeutung kommt im Stoffwechsel auch dem Leim zu.

Man hat wohl angenommen, daß das Fett vorwiegend der Wärmebildung, die Kohlehydrate der Arbeitsleistung dienen, doch besteht in dieser Hinsicht wohl kein durchgreifender Unterschied zwischen beiden. Ein Ueberschuß an Kohlehydraten in der Nahrung wird im Organismus zu Fett verwandelt, und als solches zur Reserve abgelagert.

Da die Ernährung mit Eiweiß allein wenigstens theoretisch möglich ist, so kann man die Größe des **Nahrungsbedürfnisses** an energieliefernden Nahrungsstoffen angeben durch die zur Ernährung nötige Menge Eiweiß. Für einen Mann von 70 kg Gewicht müßte diese Menge täglich etwa 700 g betragen.

Ein Teil dieses Nahrungsbedürfnisses muß durch Eiweiß gedeckt werden. Dieser Teil heißt **unentbehrliches Eiweiß**; er beträgt etwa 70 g täglich.

Man hat wohl beobachtet, daß der Körper mit viel weniger Eiweiß auskam (40 g täglich), indes erstreckten sich solche Versuche nur über sehr kurze Zeit, so daß es doch fraglich ist, ob der Körper auf die Dauer mit so wenig Eiweiß auskommen würde.

Der nach Abzug des unentbehrlichen Eiweiß verbleibende Rest des Nahrungsbedürfnisses kann durch Eiweiß, Leim, Fett oder Kohlehydrate oder Mischungen aus diesen Stoffen gedeckt werden. Das Verhältnis, in dem sich die Nahrungsstoffe hier gegenseitig vertreten können, ist geregelt nach dem Gesetze der Isodynamie, welches aussagt, daß solche Mengen der verschiedenen brennbaren

Nahrungsstoffe als gleichwertig zu erachten sind, die bei ihrer physiologischen Verbrennung gleiche Energiemengen liefern (siehe Kapitel XIV). In dieser Hinsicht sind an Energiemenge gleich zu setzen:

2,3 g Eiweiß = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrat.

Vor einer übertrieben schematischen Anwendung des Gesetzes der Isodynamie in der praktischen Ernährungslehre muß freilich gewarnt werden, da das Eiweiß sich doch in mancher Hinsicht im Stoffwechsel anders verhält, als Fett und Kohlehydrate (siehe Kapitel XIII).

Das zweckmäßigste tägliche Kostmaß fordert für:

den ruhenden Mann:	100 g Eiweiß,	60 g Fett,	400 g Kohlehydrat
die ruhende Frau:	90 g „	40 g „	350 g „
den arbeitenden Mann:	130 g „	100 g „	500 g „

Bei alten Leuten und bei Kindern ist das absolute Nahrungsbedürfnis geringer. Berechnet man dagegen das Nahrungsbedürfnis für 1 kg Körpergewicht, so ergeben sich für Kinder größere Zahlen als für Erwachsene, erstens weil dem wachsenden Organismus relativ mehr Nahrung zugeführt werden muß, als dem erwachsenen, zweitens weil der Stoffverbrauch bei Kindern relativ größer ist, als bei Erwachsenen, da die wärmeabgebende Körperoberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Körpermasse bei Kindern größer ist (siehe Kapitel XIV).

Es ergibt sich für 1 kg des Körpers ungefähr durchschnittlich:

im 2.— 6. Jahre:	3,7 g Eiweiß,	3,0 g Fett,	10,0 g Kohlehydrat
im 7.—15. „	2,8 g „	1,5 g „	9,0 g „
bei Erwachsenen:	1,5 g „	0,8 g „	7,0 g „

Einige andere organische Stoffe (z. B. Pflanzensäuren, viele Alkohole) werden, wenn sie dem Körper einverleibt werden, ebenfalls in zweckmäßiger Weise verbrannt und sind deshalb auch als energieliefernde Nahrungsstoffe anzusehen, wenn ihre Einfuhr in den Körper auch nicht notwendig ist. Was speziell den **Aethylalkohol** anlangt, so wird dessen Bedeutung als Nahrungsstoff dadurch beeinträchtigt, daß er ein Gift ist und bei häufigem Genuß krankhafte Veränderungen fast aller Organe bewirkt.

§ 2. Nahrungsmittel.

Die Nahrungsmittel sind die von der Natur uns gebotenen Gemische von Nahrungsstoffen. Sie werden eingeteilt in

1. Nahrungsmittel aus dem Tierreich;
2. Nahrungsmittel aus dem Pflanzenreich.

An energieliefernden Nahrungsstoffen enthalten die wichtigsten

Arten von Nahrungsmitteln ungefähr folgende Mengen, in Prozenten angegeben:

Bezeichnung	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate
Animalische Nahrungsmittel:			
Mageres Fleisch	20	2	1
Fettes Fleisch	15	37	1
Frauenmilch	2	4	6
Kuhmilch	3	4	5
Ei	13	12	—
Vegetabilische Nahrungsmittel:			
Hülsenfrüchte	24	2	52
Getreidemehl	11	1	70
Brot	8	1	52
Kartoffel	2	—	20
Kohl	2	—	7
Obst	1	—	10

Außerdem enthalten alle diese Nahrungsmittel noch kleine Mengen Salze (meist etwa 1%), sowie viel Wasser.

Die pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten auch noch alle einige Prozent **Cellulose.**

Im allgemeinen enthalten die animalischen Nahrungsmittel vorwiegend Eiweiß und Fett. Mageres Fleisch besteht fast nur aus Eiweiß und kann daher praktisch als reine Eiweißnahrung angesehen werden. Butter ist fast reines Fett. Unter den animalischen Nahrungsmitteln kommt eine nennenswerte Menge Kohlehydrat nur der Milch (Milchzucker) und der Leber (Leberglykogen) zu.

Die Vegetabilien enthalten dagegen vorwiegend Kohlehydrate, aber meistens wenig oder gar kein Fett. Eiweiß kommt in allen Vegetabilien vor, in den Leguminosen sogar in beträchtlichen Mengen.

Im einzelnen ist über die Nahrungsmittel noch folgendes zu sagen:

Fleisch nennt man die Muskeln. Diese bestehen aus den eigentlichen Muskelfasern und dem Bindegewebe; erstere enthalten echte Eiweißstoffe, letzteres leimgebende Substanz. Je nach dem Verhältnis der Menge der Fasern und des Bindegewebes richtet sich der wirkliche Eiweißwert des Fleisches.

Der Fettgehalt des Fleisches ist je nach dem Grade der Mästung sehr verschieden.

Die Art der Zubereitung des Fleisches (Kochen, Braten etc.) ist für die Bedeutung des Fleisches als Nahrungsmittel gleichgültig. Auch das gekochte Fleisch (Suppenfleisch) hat noch fast denselben Nährwert wie das rohe oder gebratene, es ist nur weniger schmackhaft, weil ihm die geschmackverleihenden Extraktivstoffe entzogen sind. Der Fleischbrühe kommen (abgesehen von den auf ihr schwimmenden Fettaugen und etwas Leim) keine energieliefernden Nahrungsstoffe zu; man darf sie daher nicht „Kraftbrühe“ nennen. Sie enthält aber außer den Salzen (Kaliumphosphat) die Extraktivstoffe (Kreatin, Xanthin u. a.), die ihr den angenehmen Geschmack und die anregende Wirkung verleihen. Sie ist nur Genußmittel.

Außer Muskelfleisch werden auch andere tierische Organe genossen, sie enthalten auch hauptsächlich Eiweiß und Leim.

Die **Frauenmilch** enthält mehr Zucker, aber weniger Eiweiß und weniger Salze als die **Kuhmilch**. Um die Kuhmilch der Frauenmilch ähnlich zu machen — was für die Säuglingsernährung erforderlich ist — wird Wasser, Milchzucker und Rahm zugesetzt.

Das Eiweiß der Milch ist vorwiegend Kaseïn. Das Kaseïn der Kuhmilch gerinnt durch Lab in gröberen, derberen, den Verdauungssäften weniger leicht zugängigen Flocken, während das der Frauenmilch feinflockig ausfällt; deshalb vertragen Säuglinge oft die Kuhmilch nicht. Die Verschiedenheit der Fällung ist nicht etwa durch die chemischen Verschiedenheiten der Kaseïne bedingt, sondern durch einen größeren Gehalt der Kuhmilch an Kalksalzen.

Aus den Kalksalzen der Milch wird das Skelett des wachsenden Organismus aufgebaut.

Der beim Stehen der Milch nach oben steigende oder auch durch Zentrifugieren zu erhaltende Rahm (Fettkügelchen) liefert die **Butter**; die Aufbutterung geschieht durch Schlagen des Rahms, wobei die um die Fettkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen gesprengt werden, so daß die Fettkügelchen zusammenfließen können. Ungesalzene Butter besteht hauptsächlich aus Fett (90%, Glyceride vorwiegend der Oel-, Palmitin-, Stearinsäure, in geringer Menge auch der Butter-, Capron und Caprylsäure); sie enthält 8% Wasser und 2% Kaseïn, Milchzucker und Salze. Die bei der Buttergewinnung zurückbleibende Magermilch oder Buttermilch ist noch ein gutes Nahrungsmittel, weil sie noch das Eiweiß (3—4%) und den Zucker (4%) enthält.

Wird Milch durch Lab zur Gerinnung gebracht, so entsteht der **Käse** (Kaseïngerinnsel), die zurückbleibende Milchflüssigkeit heißt Molke. Der Käse schließt mitgerissene Fettkügelchen ein; er macht, nachdem die Molke ausgepreßt ist, einen fäulnisartigen Prozeß durch: das „Reifen" des Käses. Dabei wird das Eiweiß teils peptonisiert, teils in Aminosäuren zersetzt; daneben werden Fettsäuren frei. Käse ist ein gutes Nahrungsmittel, weil er viel Eiweiß und Fett enthält. Der Fettkäse enthält 25% Eiweiß und 30% Fett, der Magerkäse 34% Eiweiß und 11% Fett.

Eierweiß enthält nur Eiweiß; Eigelb enthält außer Eiweiß (Vitellin) hauptsächlich Fett, Lecithin und Cholesterin.

Die Vegetabilien enthalten alle eine Substanz, die in den animalischen Nahrungsmitteln nicht vorkommt, das ist die Holzfaser oder **Cellulose**. Diese wird im menschlichen Darm schwer oder gar nicht verdaut. Sie regt aber die peristaltischen Bewegungen des Darms an, wahrscheinlich durch mechanische Reizung der Darmmuskulatur; daher kommt es, daß Vegetabilien schneller durch den Darm hindurch bewegt werden als animalische Nahrungsmittel. In Cellulosehüllen sind die eigentlichen Nahrungsstoffe der Vegetabilien eingehüllt und daher den Verdauungssäften nicht direkt zugängig. Durch die Zubereitung der pflanzlichen Nahrung (Mahlen, Kochen, Backen) werden die Cellulosekapseln gesprengt und so die Nahrungsstoffe den Verdauungssäften besser zugängig gemacht.

Das pflanzliche Eiweiß ist dem tierischen hinsichtlich seiner

Bedeutung als Nahrungsstoff vollständig gleichwertig. Die Kohlehydrate sind in den Vegetabilien meistens als Stärke, weniger als Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker, Malzzucker) vorhanden. Durch die Zubereitung (Kochen) erleidet die Stärke schon Veränderungen (Quellung), die ihre Verdaulichkeit erhöhen.

Die Nahrungsstoffe der **Cerealienfrüchte** oder Getreidekörner werden durch mechanische Zerkleinerung (Mahlen) in Mehl verwandelt und durch Siebvorrichtungen von ihren Cellulosehüllen befreit, welch letztere als Kleie abfallen.

Je mehr Kleie das Mehl enthält, umso eiweißreicher ist es, da die eiweißreichste Schicht des Getreidekornes unmittelbar unter der Cellulosehülle liegt. Das Mehl dient zur Herstellung von Backwerk (Brot etc.); es verdankt seine Eigenschaft zu „backen" einem Eiweißstoff, dem „Kleber". Der Zusatz des hefehaltigen Sauerteigs zum Brotteig dient dazu, durch Zuckergärung Kohlensäuregas zu bilden, das den Teig auflockert. Zu manchen Broten (Schwarzbrot, Grahambrot) wird absichtlich kleienreiches Mehl verwendet, weil die Cellulose der Kleie die Darmperistaltik fördert und so Darmverstopfung verhütet.

Die **Hülsenfrüchte** (Leguminosen) sind durch einen hohen Gehalt an Eiweiß ausgezeichnet. Sie enthalten keinen Kleber, können daher nicht zum Backen verwendet werden; sie enthalten aber einen anderen Eiweißkörper, das Legumin, das, mit kalkhaltigem Wasser gekocht, unlöslichen Leguminkalk bildet. Daher muß man die Leguminosen mit kalkarmem (weichem) Wasser kochen, weil sie sonst hart bleiben.

Die Wurzelgewächse, Gemüse, Kräuter, Salate, Obst sind sehr wasserreich und müssen deshalb in großer Menge aufgenommen werden, wenn sie einen Nähreffekt haben sollen. Sie eignen sich deshalb nicht zu Hauptspeisen, sondern nur als Beigaben zu anderen, weil ihre alleinige Zufuhr ein zu großes Volum der Speisen bedingen würde. Als Zuspeisen haben sie wegen ihrer Schmackhaftigkeit die Bedeutung der Genußmittel; ferner führen sie dem Körper Nährsalze und die für die Darmperistaltik wichtige Cellulose zu.

Die Antwort auf die Frage, ob der Mensch in seiner Nahrung die animalischen oder die vegetabilischen Nahrungsmittel bevorzugen soll, ergibt sich aus der Stellung, die dem Menschen im Tierreiche zukommt. Ihrer Ernährungsweise nach sind die Tiere einzuteilen in Fleischfresser (Carnivoren) und Pflanzenfresser, letztere zerfallen in Fruchtfresser (Fructivoren) und Krautfresser (Herbivoren).

Der Bau der Verdauungsorgane zeigt bei den verschiedenen Tieren Verschiedenheiten, die zu der Art der Ernährung in Beziehung stehen. Das Gebiß der Carnivoren ist charakterisiert durch die zum Zerreißen und Zerschneiden der Nahrung dienenden höckrigen Backzähne, sowie durch die großen Eckzähne, das Gebiß der Herbivoren hat keine Eckzähne und seine schmelzfaltigen Backzähne sind zum Zerreiben der Nahrung eingerichtet. Bei Carnivoren ist die Länge des Darmkanals etwa das Fünffache der Körperlänge (vom Munde zum After gerechnet), bei Herbivoren mehr als das Zwanzigfache; die große Länge des Darmkanals der Herbivoren hat den Zweck, die durch die Cellulose bewirkte schnellere Bewegung der Speisen im Darm zu kompensieren durch die größere Darmlänge, da sonst die Nahrungsmittel zu kurze Zeit im Darme bleiben und zu wenig aus-

genutzt würden. Der Bau der Verdauungsorgane der Fructivoren steht in der Mitte zwischen dem der Carnivoren und der Herbivoren.

Der Mensch steht hinsichtlich des Baus der Verdauungsorgane am nächsten den Affen, die zu den Fructivoren gehören. Die natürliche Nahrung des Menschen sind also Früchte, und tatsächlich ernähren sich die Menschenrassen, die in den Tropen wohnen, fast ausschließlich von Früchten. Die Bewohner gemäßigter Zonen sind aber dazu übergegangen, auch Fleisch zu verzehren, weil in den kälteren Zonen Früchte nicht zu jeder Jahreszeit in ausreichenden Mengen zu erhalten waren, und weil dort ein größeres Bedürfnis zur Aufnahme von Fett vorliegt, das nur aus den animalischen Nahrungsmitteln leicht in größeren Mengen zu erhalten ist. Das Fleisch darf aber unter keinen Umständen in der Nahrung bevorzugt werden, weil die Nahrung sonst zu wenig Kohlehydrate enthalten würde. Am zweckmäßigsten ernährt sich der Mensch in unseren Zonen von einer Nahrung, die etwa zu $^1/_3$ aus tierischen, zu $^2/_3$ aus pflanzlichen Nahrungsmitteln besteht.

Mit ausschließlicher Pflanzennahrung kann sich zwar der Mensch ernähren, wie der Vegetarismus zeigt. Indes liegen keine stichhaltigen Gründe vor, die für den vollständigen Ausschluß der Fleischnahrung sprechen. Alleinige Fleischnahrung verträgt der Mensch auf die Dauer nicht, weil sie Verdauungsstörungen bewirkt.

Außer den Nahrungsstoffen nehmen wir noch manche Stoffe auf, die zwar zur Erhaltung des Körperbestandes nicht notwendig sind, die aber doch physiologische Bedeutung haben. Es sind das die **Genußmittel.** Diese enthalten Substanzen von spezifischem Geschmack und Geruch, die teils die Eßlust anregen, sowie die Sekretion der Verdauungssäfte und die Darmperistaltik befördern, teils auf das Nervensystem und die Kreislauforgane anregend wirken. Hierher gehören die Gewürze, durch deren Zusatz geruch- und geschmacklose Nahrungsmittel schmackhaft gemacht werden, ferner gewisse Alkaloide (Koffeïn im Kaffee und Tee, Theobromin im Kakao, Nikotin im Tabak).

Von den Getränken, die vorwiegend Genußmittel sind (Kaffee, Tee, Kakao, alkoholische Getränke), kommt dem Kakao auch Bedeutung als Nahrungsmittel zu, weil er viel Eiweiß (12 %), Kohlehydrate (13 %) und Fett (bei nicht entfettetem Kakao 49 %) enthält. Das Bier enthält zwar auch Nahrungsstoffe (Eiweiß bis zu 0,8 %, Kohlehydrate 5—6 %), hat aber als Nahrungsmittel nur bedingten Wert, weil bei Aufnahme erheblicher Mengen die schädliche Wirkung des Alkohols zu sehr in den Vordergrund tritt.

Kapitel VIII. Sekretion der Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeines über die Sekretionen überhaupt.

Die Sekretionen haben für den Haushalt des Organismus verschiedene Bedeutung. Teils dienen sie dazu, Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen (z. B. Sekretion des Harns), teils haben sie den Zweck, dem Körper die für die Verdauung und Resorption der Nahrungsstoffe nötigen Säfte zu liefern; ferner gibt die Sekretion der Milchdrüsen das Nahrungsmittel für den Säugling, die Sekretion der Talgdrüsen eine schützende Decke für die Hautoberfläche, und die Schweißsekretion hat physiologische Bedeutung für den Wärmehaushalt des Organismus.

Obwohl die Sekretionsvorgänge im einzelnen wegen ihrer verschiedenen physiologischen Bedeutung mancherlei Verschiedenheiten aufweisen, lassen sich doch gewisse Sätze aufstellen, die für die verschiedenartigen Sekretionen gemeinsame Geltung haben.

Die Sekretionen werden bewirkt durch die **Drüsenzellen**, d. s. modifizierte Epithelzellen. Sie finden sich:

a) entweder eingelagert in eine Epithelschicht zwischen anderen Epithelzellen;

Hierher gehören die sezernierenden Epithelzellen der Schleimhäute, die Becherzellen, d. s. Zellen, die in sekretleerem Zustand hyalines oder feinkörniges Protoplasma und einen in der Mitte gelegenen meist ovalen Kern haben, und in deren Protoplasma bei der Sekretbildung sich Schleimklümpchen bilden, wobei der Kern und das nicht veränderte Protoplasma an die Basis der Zelle rücken. Die Schleimklümpchen treten danach an der freien Oberfläche aus und bilden das Sekret. In den Becherzellen spielen sich Sekretbildung und Sekretausstoßung gleichzeitig ab; schließlich entleert sich die Zelle ganz und stirbt ab.

b) oder zu vielen in besonderen Organen, den Drüsen, vereinigt.

Die **Drüsen** sind Einstülpungen der Haut oder Schleimhaut von verschiedener Form, teils röhrenförmig (tubulös), teils säckchenartig (acinös), verzweigt oder unverzweigt.

Die Wand des Drüsenganges bildet ein Zellenlager, das von einer Membrana propria getragen und besonders in dem sezernierenden Teile von Blut- und Lymphgefäßkapillaren umsponnen wird.

Die sezernierenden Drüsenzellen finden sich meist nur an dem blinden Ende des Drüsenganges, während dessen übriger Teil als Ausführungsgang für das gebildete Sekret dient.

Der **Sekretionsvorgang** beruht nicht auf einer Filtration der Blutflüssigkeit durch die Drüsenwand hindurch, sondern auf einer spezifischen Tätigkeit der sezernierenden Drüsenzellen aus folgenden Gründen:

1. Die meisten Sekrete enthalten Substanzen, die nicht schon im Blute vorgebildet sind, also in den Drüsenzellen selbst durch chemische Prozesse entstanden sein müssen (z. B. Fermente der Verdauungssäfte, das Kaseïn und der Milchzucker der Milch u. a.).

2. Der osmotische Druck ist im Sekret oft größer als im Blut. Der vom Drüsensekret im Drüsengang erzeugte hydrostatische Druck kann größer werden als der Blutdruck. In beiden Fällen leistet die Drüse Arbeit.

3. Die Sekretion geht in vielen Fällen nur zu gewissen Zeiten, nicht kontinuierlich vor sich, während doch der Blutdruck ununterbrochene Filtration bewirken müßte. Ueberdies können blutleere oder gar ausgeschnittene Drüsen noch sezernieren.

4. Die Sekretion ist in vielen Fällen begleitet von morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Drüsenzellen.

5. Manche Sekretionen unterliegen dem Einfluß spezifischer sekretorischer Nerven. In manchen Drüsen, z. B. in den Speicheldrüsen sind auch Nervenfasern gefunden worden, die in den Drüsenzellen endigen.

6. Manche Sekretionen können beeinflußt werden durch spezifische Gifte (Atropin wirkt lähmend, Pilocarpin erregend), die auch ohne Veränderung des Blutdruckes wirken.

§ 2. Speichelsekretion.

1. Zusammensetzung des Speichels.

Der Mundspeichel, eine farblose, trübe, fadenziehende Flüssigkeit von meist schwach alkalischer Reaktion, ist das Sekret der sämtlichen Drüsen der Mundhöhle. Die Menge des in 24 Stunden gebildeten Speichels wird auf 1—2 Liter geschätzt.

Die Trübung des Speichels rührt her von Schleimflocken, abgestoßenen Mundhöhlenepithelzellen und den Speichelkörperchen. Letztere sind junge abgelöste Drüsenzellen oder ausgewanderte Leukocyten.

Der Speichel enthält etwa 0,7 % Trockensubstanz, 0,2 % Salze, darunter Rhodankalium, 0,3 % gelöste organische Stoffe, darunter Eiweiß, Mucin, sowie ein diastatisches Ferment, das **Ptyalin,** und ein invertierendes Ferment, die **Maltase,** schließlich Gase, besonders Kohlensäure.

Bei Fleischfressern enthält der Speichel kein Ptyalin; hier hat er nur die Aufgabe, trockene Bissen feucht und schlüpfrig zu machen. Im Wasser lebende Säuger, die keine trockene Nahrung aufnehmen müssen, haben gar keine Speicheldrüsen.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Speichelsekretion.

Die Mundhöhle besitzt zwei Arten von Drüsen:

a) **Eiweißdrüsen** oder seröse Drüsen; sie liefern ein schleimfreies fermentreiches Sekret. Hierher gehören die Parotis, bei manchen Tieren (Kaninchen) auch die Submaxillaris, und ein Teil der Drüsen der Mundhöhlenschleimhaut.

Die Zellen der Eiweißdrüsen zeigen, in frischem Zustande untersucht, in der Ruhe dunkel granuliertes Protoplasma. Die Granulationen rücken bei der Sekretion gegen den Drüsengang hin.

b) **Schleimdrüsen;** sie liefern ein mucinreiches Sekret; hierher gehören alle übrigen Drüsen außer den Eiweißdrüsen.

Manche Drüsen, z. B. die Submaxillaris des Menschen, enthalten sowohl Eiweißdrüsenzellen als auch Schleimdrüsenzellen.

Die Schleimdrüsen lassen zwei Formen von Zellen erkennen:

1. Die Giannuzzischen Halbmonde oder Randzellenkomplexe liegen an der Peripherie der Drüsenwand, es sind abgeplattete Zellen mit stark körnigem Protoplasma, die umsponnen sind mit feinsten Verzweigungen des Drüsenganges (Sekretkapillaren).

2. Die Schleimzellen reichen bis an das Lumen des Drüsenganges; ihr Protoplasma enthält helle Schleimklümpchen.

Die Randzellen sind zum Teil Eiweißdrüsenzellen, zum Teil sekretleere Schleimzellen. Wie in letzterem Falle die Schleimzellen in Randzellen und umgekehrt verwandelt werden, wird veranschaulicht durch Fig. 3.

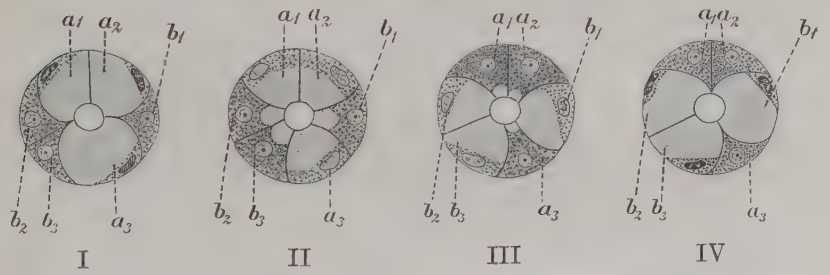


Fig. 3 (nach Stöhr). Schematische Darstellung des Ueberganges von Randzellen in Schleimzellen und umgekehrt. In den vier aufeinander folgenden Stadien I, II, III und IV werden die erst mit Schleim gefüllten großen Zellen a_1, a_2, a_3 durch Sekretabgabe in die kleinen Randzellen verwandelt, während die erst schleimfreien Zellen b_1, b_2, b_3 durch Bildung und Anhäufung von Schleim in die großen Schleimzellen verwandelt werden. Die schleimfreien Zellen werden durch die schleimhaltigen vom Drüsenlumen abgedrängt.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Die Speichelsekretion wird reflektorisch angeregt, wenn durch einen Bissen, besonders einen trockenen, die sensiblen Nerven und

die Geschmacksnerven der Mundhöhlenschleimhaut gereizt werden. Die Speichelsekretion ist also abhängig vom Nervensystem.

Die reflektorische Absonderung wird durch gleichzeitige Kaubewegungen noch gesteigert. Auch psychische Einflüsse (Anblick schmackhafter Speisen) regen die Sekretion an.

An der reflektorischen Sekretion sind die Drüsen in verschiedener Weise beteiligt. Während z. B. die Submaxillaris bei Zufuhr jeder Nahrung sezerniert, wird die Parotis besonders durch trockene Bissen zur Tätigkeit angeregt. Je nach der Art der aufgenommenen Nahrung ist nicht nur die Menge, sondern auch die Zusammensetzung des gebildeten Speichels verschieden.

Die Sekretionsnerven der Submaxillaris und Sublingualis sind:

a) Fasern, die vom Facialis durch die Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Drüsen verlaufen; ihre Reizung liefert ein reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung ein spärliches zähes Sekret liefert.

Die Sekretionsnerven der Parotis sind:

a) Fasern, die vom Glossopharyngeus durch den Nervus tympanicus und Petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da durch den Auriculo-temporalis zur Drüse gehen; ihre Reizung liefert reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung auch hier spärliches dickflüssiges Sekret gibt.

Dieses zähe Sekret fließt allerdings bei alleiniger Reizung des Sympathicus nicht aus dem Ausführungsgang, weil es diesen verstopft; erst bei gleichzeitiger Reizung des Glossopharyngeus tritt es hervor.

In der Chorda und in dem Glossopharyngeus sind zugleich vasodilatatorische, im Sympathicus vasokonstriktorische Fasern für die Gefäße der Drüsen enthalten.

Das Zentrum der Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Atropin wirkt schon in kleinen Mengen auf die zerebralen, in größeren auch auf die sympathischen Sekretionsnerven lähmend. Pilocarpin und Physostigmin wirken auf die Sekretionsnerven erregend.

Die Drüsensekretion kann auf Nervenreizung hin noch erfolgen bei verbluteten Tieren, wenn also die Drüse gar nicht mehr mit Blut versorgt wird.

Einige Zeit nach Durchschneiden der sekretorischen Nerven fängt die Drüse an, beständig zu sezernieren (paralytische Sekretion), bis sie schließlich abstirbt und degeneriert. Die Ursache der paralytischen Sekretion ist noch nicht aufgeklärt.

Setzt man in den Ausführungsgang einer Drüse eine Kanüle, die man mit einem Manometer verbindet, so kann man den Druck messen, den das abgesonderte Sekret im Ausführungsgang erzeugt. Bei der Submaxillaris des Hundes kann der Druck nach Chordareizung über 200 mm

Quecksilbersäule betragen, d. h. 100 mm mehr als der Blutdruck in den Gefäßen der Drüse.

In der Drüse sind während der Sekretion die physiologische Verbrennung, die Temperatur, und die Lymphbildung gesteigert.

Die tätige Drüse zeigt gewisse elektrische Erscheinungen, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

§ 3. Sekretion des Magensaftes.

1. Zusammensetzung des Magensaftes.

Der Magensaft, das Sekret der Magendrüsen, ist eine wasserklare Flüssigkeit von saurer Reaktion. Er enthält etwa 0,4 % Trockensubstanz, darunter 0,1 % Asche.

Seine charakteristischen Bestandteile sind:

a) freie **Salzsäure**, beim Menschen etwa 0,3 %, beim Hunde etwas mehr.

Zum Nachweis der freien Salzsäure dient folgende Reaktion: Günzburgs Reagens (2 g Phloroglucin, 1 g Vanillin in 30 g absol. Alkohol) mit Magensaft, der freie Salzsäure enthält, verdampft gibt eine rote Färbung; fehlt die freie Salzsäure, so entsteht gelbe Färbung.

b) **Pepsin**, ein Ferment, das in saurer Lösung Eiweiß verdaut.

Seine Vorstufe in den Magendrüsen ist das Pepsinogen, das durch Sodalösung aus der Magenschleimhaut extrahiert und durch Zusatz von Salzsäure in Pepsin übergeführt werden kann.

c) **Lab**, ein Ferment, das die Kaseïngerinnung der Milch bewirkt.

Seine Vorstufe ist das Labzymogen, das durch Wasser aus der Magenschleimhaut extrahiert und durch Säurezusatz in Lab übergeführt werden kann.

Nach neueren Angaben soll die Labwirkung dem Pepsin zukommen.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Sekretion.

Die schlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut sind einzuteilen in:

a) Drüsen, die nur eine Art von Drüsenzellen enthalten; sie kommen nur am Pylorus vor und heißen daher **Pylorusdrüsen**.

b) Drüsen, die zwei Arten von Zellen enthalten und die im Fundus vorkommen: **Fundusdrüsen** (siehe Fig. 4).

Die Pylorusdrüsen besitzen zylindrische Zellen, die in einfacher Lage den Drüsengang bilden.

Die Fundusdrüsen besitzen auch solche zylindrische Zellen, die sogenannten **Hauptzellen** oder adelomorphen Zellen, dann aber noch die **Belegzellen** oder delomorphen Zellen, d. s. Zellen, die zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria einzeln liegen und keine

zusammenhängende Lage bilden. Die Belegzellen sind von korbartig angeordneten Sekretkapillaren umfaßt, die in den Drüsengang münden.

Sowohl die Fundus- als die Pylorusdrüsen bilden Pepsin und Lab, weshalb die Zylinderzellen (Hauptzellen der Fundusdrüsen) als pepsin- und labsezernierende Zellen angesehen werden.

Die isolierte Pylorusportion sondert aber einen Magensaft ab, der nicht sauer ist. Da hier die Belegzellen fehlen, so ist vermutet worden, daß in den Belegzellen die Salzsäure sezerniert werde.

Fig. 4. Anordnung der Belegzellen (a) u. Hauptzellen (b) in den Fundusdrüsen.

Die morphologischen Veränderungen der Zellen bei der Tätigkeit bestehen darin, daß die im Hungerzustande körnigen großen Hauptzellen bei der Sekretion kleiner und heller werden, während die im Hungerzustande kleinen Belegzellen sich vergrößern.

Ueber die Art der Entstehung der wesentlichsten Bestandteile des Magensaftes ist noch nichts Sicheres bekannt. Die beiden Fermente sind jedoch als Produkte der Drüsenzellen anzusehen.

Was die Bildung der Salzsäure anlangt, so ist es schwer verständlich, wie eine freie starke Säure bei dem alkalischen Charakter des Blutes und der Sekretionszellen entstehen kann. Man hat die Bildung zu erklären versucht durch Massenwirkung schwacher Säuren (z. B. Kohlensäure) auf die Chloride des Blutes. Geradeso wie unter der Massenwirkung der Kohlensäure im Blute aus Kochsalz Salzsäure frei wird, die in die Blutkörperchen übergeht (siehe S. 60), so könnte auch vielleicht unter der Massenwirkung der Kohlensäure in den Belegzellen Salzsäure frei werden.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Beobachtungen über die Sekretion des Magensaftes lassen sich leicht anstellen an Menschen und Tieren mit Magenfisteln.

Der nüchterne Magen enthält keinen Magensaft, seine Schleimhaut ist mit Schleim überzogen.

Die Sekretion des Magensaftes vollzieht sich in zwei Akten:

1. Der erste Akt beginnt beim Anblick schmackhafter Speisen (Sekretion des Appetitsaftes), und wird weiter verstärkt durch das Kauen und Schlucken des Bissens, und zwar auch dann, wenn der Bissen nicht in den Magen selbst gelangt, z. B. bei einem Tiere, dem eine Oesophagusfistel angelegt ist, durch die der Bissen wieder austritt. Dieser Akt bleibt aus nach Durchschneidung der Nervi vagi.

2. Der zweite Akt tritt auf, wenn die Bissen in den Magen selbst gelangen. Dieser Akt vollzieht sich auch nach Vagusdurchschneidung. Er kommt nicht durch mechanische, sondern durch chemische Reizung zu stande und beruht entweder darauf, daß durch den chemischen Reiz der Speisen ein in den Nervengeflechten der Magenwand ablaufender Reflex entsteht, oder daß die Drüsen direkt durch einen bei der Resorption in der Magenwand entstehenden chemischen Drüsenreiz gereizt werden. Besonders wird dieser Akt angeregt durch Aufnahme von Fleischbrühe, weniger durch Milch und Brot, noch weniger durch Wasser, Eiweiß, Pepton, gar nicht durch Salze und Stärke. Fett wirkt hemmend auf die Sekretion.

Die verdauende Kraft des sezernierten Saftes ist nach Aufnahme von Brot größer, als nach Aufnahme von Fleisch und von Milch.

Die Sekretion des Magensaftes wird demnach durch den Anblick von Speisen und durch das Schlucken eingeleitet und danach weiter unterhalten durch die genossenen, in den Magen gelangten Speisen.

§ 4. Sekretion des Pankreassaftes.

1. Zusammensetzung des Pankreassaftes.

Der aus frisch angelegten Fisteln des Ductus pancreaticus zu erhaltende Pankreassaft ist eine zähe, klare Flüssigkeit, die infolge ihres Gehaltes an Natriumkarbonat (0,4 %) stark alkalisch reagiert; sie gerinnt zuweilen spontan. Besteht die Fistel längere Zeit, so wird das Sekret dünnflüssiger.

Der Pankreassaft enthält bei frischer Fistel etwa 90 % Wasser, bei alter Fistel dagegen 98 %. Die Trockensubstanz enthält 0,6 bis 0,9 % Asche, ferner organische Substanzen, hauptsächlich Eiweiß (bei frischer Fistel bis zu 10 %). Das Sekret aus frischer Fistel ist oft so eiweißreich, daß es beim Erhitzen zu einer festen Masse gerinnt. Ferner enthält der Pankreassaft Leucin, Fett, Seifen in geringer Menge, sowie schließlich folgende charakteristischen Fermente:

a) **Ptyalin,** welches die Stärke in Malzzucker, und **Maltase,** die den Malzzucker in Traubenzucker spaltet;

b) **Trypsin,** welches Eiweiß in Proteosen und Aminosäuren spaltet. Die Vorstufe des Trypsins in der Pankreasdrüse ist das Trypsinogen, das bei der Sekretion in den Pankreassaft gelangt und durch einen Bestandteil des Darmsaftes, die Enterokinase, sowie

auch unter dem Einfluß von Sauerstoff oder von organischen Säuren in Trypsin verwandelt wird;

c) **Steapsin,** das die Neutralfette spaltet in Glycerin und Fettsäuren. Die Vorstufe des Steapsins ist das Steapsinogen, das bei der Sekretion in den Pankreassaft gelangt und durch einen unbekannten Bestandteil der Galle in Steapsin verwandelt wird.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Sekretion.

Die Zellen der Pankreasdrüse haben eine leicht gestreifte Außen- und eine körnige Innenzone. Bei der Tätigkeit wird die streifige Außenzone verbreitert, die körnige Innenzone nimmt an Breite ab,

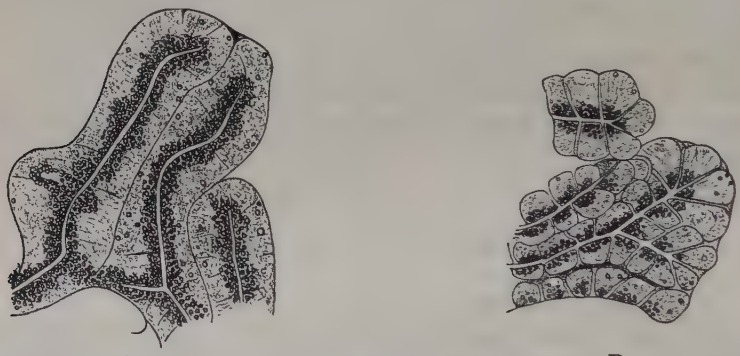


Fig. 5 (nach Kühne und Lea). Drüsenzellen des Pankreas in verschiedenen Stadien der Sekretion.
A. Ruhende Zellen. B. Tätige Zellen.

beim Uebergang zur Ruhe findet das Umgekehrte statt (siehe Fig. 5). Die tätigen Zellen zeichnen sich durch schärfere, oft doppelt konturierte Grenzlinien besser voneinander ab, als die ruhenden.

3. Einfluß des Nervensystems auf die Sekretion.

Sekretorische Fasern für das Pankreas enthält der Vagus und der Sympathicus.

Beide Nerven enthalten übrigens auch Hemmungsnerven für die Pankreassekretion.

Die Sekretion des Pankreas beginnt nach Nahrungsaufnahme und wird besonders verstärkt durch den Uebertritt des sauren Mageninhaltes in den Darm.

Letztere Wirkung, welche auch nach Durchschneidung der sekretorischen Nerven noch auftritt, kommt dadurch zu stande, daß ein in der Darmwand gebildeter Stoff, das Prosekretin, durch die Säure umgewandelt wird in Sekretin, welches ins Blut aufgenommen und dem Pankreas zugeführt direkt die Drüsenzellen zur Absonderung anregt.

Auch Fette sollen vom Magen und Darm aus Pankreassekretion veranlassen; falls sie vom Magen aus wirken, kann der Pankreassaft aus dem Duodenum in den Magen übergehen.

Bei der Sekretion nehmen die Blutfülle, die physiologische Verbrennung und die Lymphbildung in der Drüse zu.

§ 5. Sekretion des Darmsaftes.

Um die Sekretion der Darmdrüsen zu untersuchen, legt man bei einem Tiere eine Darmfistel an, d. h. man schaltet ein Stück Darm so aus, daß es mit dem Mesenterium noch verbunden ist, und näht die beiden Enden des isolierten Stückes in die Hautwunde ein (Vellasche Fistel), oder auch nur das eine Ende, während das andere Ende geschlossen wird (Thierysche Fistel). Die beiden Schnittränder des übrigen Darmes werden durch Darmnaht miteinander vereinigt.

1. Zusammensetzung des Darmsaftes.

Der Dünndarmsaft ist eine farblose, alkalisch reagierende Flüssigkeit mit etwa 1,5 % Trockensubstanz. Er enthält außer Salzen etwas Eiweiß, ferner Fermente, nämlich:

1. Spuren von Diastase, sowie Maltase, die den Malzzucker, Laktase, die den Milchzucker, und Invertase, die den Rohrzucker spaltet.

2. Spuren eines trypsinähnlichen Ferments, sowie das Erepsin, d. i. ein Ferment, welches die Proteosen in Aminosäuren spaltet.

3. Ein fettspaltendes Ferment.

4. Enterokinase, welche das Trypsinogen in Trypsin verwandelt.

Der Dickdarm liefert ein schleimiges Sekret ohne Fermente.

2. Die Sekretionsbedingungen.

Der Darmsaft ist das Sekret der Brunnerschen Drüsen im Duodenum und der Lieberkühnschen Drüsen im Dünndarm.

Ueber das Sekret der Brunnerschen Drüsen und ihre Sekretionsbedingungen ist fast nichts bekannt.

Die Lieberkühnschen Drüsen des Dünndarms sind einfach tubulös gebaut und stehen dicht gedrängt in der Dünndarmschleimhaut zwischen den Zotten.

Die Sekretion erfolgt, wenn die Darmschleimhaut direkt gereizt wird durch Nahrungsaufnahme; sie tritt aber auch in solchen Teilen des Darms ein, auf die der Reiz nicht direkt gewirkt hat, ist also entweder abhängig vom Nervensystem oder wird vermittelt durch einen in das Blut resorbierten und durch das Blut den Drüsen zugetragenen chemischen Drüsenreiz.

Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele schleim-

bildende Becherzellen, während in den Dünndarmdrüsen nur wenige Becherzellen vorkommen.

Die Darmdrüsen dienen auch der Regeneration des Epithels der Darmzotten. In den Darmdrüsen werden durch indirekte Kern- und Zellteilung fortwährend neue Zellen gebildet, die zum Ersatz der auf der freien Schleimhautoberfläche zu Grunde gehenden Epithelzellen in die Höhe rücken.

§ 6. Gallensekretion.

1. Zusammensetzung der Galle.

Die Galle, das Sekret der Leber, ist eine rotgelbe oder grüne, fadenziehende, intensiv bitter schmeckende Flüssigkeit, die etwa 3 % Trockensubstanz enthält, wenn sie aus der Leber herausfließt. Bei Nüchternheit fließt die Galle nicht direkt in den Darm, sondern erst in die Gallenblase, wo sie durch Wasserverlust und Beimengung von Blasenschleim konzentrierter wird, so daß sie dann bis zu 17 % Trockensubstanz enthalten kann. Ihre Tagesmenge beträgt beim erwachsenen Manne etwa 1 Liter.

Charakteristische Bestandteile der Galle sind:

A. Die Gallensäuren

sind Paarungen von einer stickstoffhaltigen mit einer stickstofffreien Säure. Der stickstoffhaltige Teil ist eine Aminosäure (Glykokoll oder Taurin), der stickstofffreie ist Cholalsäure (resp. Fellinsäure).

Die Gallensäuren sind einbasische Säuren, die sich mit Alkalien zu Salzen verbinden. Die Salze sind optisch aktiv, rechtsdrehend. In der Galle kommen die Gallensäuren an Natrium gebunden vor.

Die Gallensäuren und ihre Alkalisalze sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether. Wird Galle mit Tierkohle zur Trockne verdampft, der Rückstand mit Alkohol extrahiert, das Extrakt mit viel Aether versetzt, so scheiden sich die gallensauren Salze in feinen Kristallnadeln ab (kristallisierte Galle).

Sie geben mit Furfurol und konzentrierter Schwefelsäure oder mit Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure (wobei erst Furfurol gebildet wird) eine kirschrote Färbung (Pettenkofersche Reaktion).

In der menschlichen Galle finden sich:

a) die **Glykocholsäure,** $C_{26}H_{43}NO_6$,

eine Paarung von Glykokoll und Cholalsäure;

b) die **Taurocholsäure,** $C_{26}H_{45}NSO_7$,

eine Paarung von Taurin mit Cholalsäure.

Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$,

ist eine einbasische Säure mit drei —OH-Gruppen (Trioxysäure). Ihre Konstitution und ihre Entstehung im Organismus ist unbekannt. Ihr hoher Kohlenstoffgehalt macht es wahrscheinlich, daß sie erst durch Synthese gebildet wird.

Neben Cholalsäure findet sich in der menschlichen Galle als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren auch die Fellinsäure, $C_{23}H_{40}O_4$. Bei Tieren kommen noch andere der Cholalsäure verwandte Säuren als stickstofffreie Bestandteile der Gallensäuren vor.

Glykokoll (siehe S. 19) ist Spaltungsprodukt des Eiweiß, besonders des Leims.

Taurin, Aminoäthylsulfonsäure, $NH_2 . C_2H_4 . SO_2OH$ (der Schwefel ist direkt an Kohlenstoff gebunden, daher Sulfonsäure), ist auch Stoffwechselprodukt des Eiweiß; es entsteht, wahrscheinlich in der Leber, durch Oxydation des Cystins.

In der Galle des Menschen überwiegt das glykocholsaure Natrium, in der Galle des Hundes das taurocholsaure Natrium.

Die Gallensäuren bilden etwa die Hälfte der Trockensubstanz der Galle. Sie entstehen in der Leber. Im Darm werden sie zum Teil wieder resorbiert, zum Teil durch die Darmfäulnis in ihre Anhydride, die Dyslysine, übergeführt. Die Gallensäuren begünstigen im Darm die Verdauung und Resorption der Fette.

B. **Die Gallenfarbstoffe,** nämlich:

a) das **Bilirubin,** ein rotgelber Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_6$,

b) das **Biliverdin,** ein grüner Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_8$.

Biliverdin ist ein Oxydationsprodukt des Bilirubins.

Die Gallenfarbstoffe sind schwache Säuren, sie bilden mit Alkalien lösliche, mit Kalk unlösliche Salze (letztere finden sich in Gallensteinen).

Bilirubin ist schwer löslich in Alkohol, leicht löslich in Chloroform, kristallisiert in rhombischen Tafeln. Biliverdin ist leicht löslich in Alkohol, schwer löslich in Chloroform.

Bilirubin geht bei der Reduktion durch Wasserstoff in statu nascendi unter Wasseraufnahme in **Hydrobilirubin** $C_{32}H_{40}N_4O_7$ über, das auch zuweilen in der Galle vorkommt und das einem Farbstoff des Harns, dem Urobilin, sowie dem Farbstoff des Kotes, dem Sterkobilin ähnlich ist; es läßt sich durch Oxydation nicht wieder in Bilirubin verwandeln.

Gmelinsche Probe: Wenn man in einem Reagenzglas Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig mit einer wässerigen Lösung von Gallenfarbstoff überschichtet, so entstehen an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten farbige Schichten, und zwar von oben nach unten: grün, blau, violett, rot, rotgelb. Die Farbstoffe, die die verschiedenen Farben geben, entstehen durch Oxydation des Bilirubins, resp. Biliverdins; sie stellen verschiedene Oxydationsstufen der Gallenfarbstoffe dar.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber bei dem Zerfall der roten Blutkörperchen aus dem Hämatin, das sein Eisen verliert:

$$C_{32}H_{32}N_4O_4Fe \text{ (Hämatin)} + 2H_2O = C_{32}H_{36}N_4O_6 \text{ (Bilirubin)} + Fe.$$

Nach Injektion von Hämoglobinlösung in das Blut nimmt die Ausscheidung von Gallenfarbstoff zu.

Ferner enthält die menschliche Galle: Mucin, Cholesterin, Lecithin, Jecorin, Fett und Fettsäuren, Salze, hauptsächlich Natriumkarbonat und -phosphat, und etwas Eisen.

Unter pathologischen Umständen kommt auch Eiweiß in der Galle vor. In der Blasengalle scheiden sich zuweilen feste Bestandteile als Gallensteine aus. Diese bestehen hauptsächlich aus Bilirubinkalk oder aus Cholesterin.

2. Chemie der Leber.

Die Leber ist die größte Drüse unseres Körpers; ihr Gewicht beträgt etwa 1,5 kg. Sie enthält 30 % Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweiß (20 %), ferner wechselnde Mengen Glykogen und Fett, Spuren von Harnstoff, Harnsäure u. a. Ihre Asche beträgt etwa 1 % und ist besonders charakterisiert durch ihren hohen Gehalt an Eisen.

Das Eisen kommt in der Leber teils in anorganischer, teils in organischer Bindung vor. Das organisch gebundene Eisen findet sich in zwei Nucleoproteïden, dem Hepatin und dem Ferratin. Im Hepatin ist das Eisen sehr fest gebunden; Ferratin dagegen hat mehr den Charakter eines Eisenalbuminats, da sein Eisen schon durch Salzsäure abgespalten wird.

Das Eisen der Leber ist teils aus dem Darm resorbiertes Eisen, teils stammt es, wie die Gallenfarbstoffe, aus dem Hämoglobin der roten Blutkörperchen, die in der Leber zerstört werden. Das Eisen wird hauptsächlich durch die Wand des Dickdarms, in geringen Mengen auch in der Galle und im Harn ausgeschieden.

Die anatomischen Beziehungen zwischen Milz und Leber (die Milzvene ist ein Ast der Pfortader) weisen auf physiologische Beziehungen der beiden Organe hin. Vielleicht wird das in der Milz beim Zugrundegehen der roten Blutkörperchen frei gewordene Hämoglobin in der Leber zerstört.

3. Bau der Leber.

Die Drüsenzellen der Leber sind unregelmäßig vieleckige Zellen mit körnigem Protoplasma und je einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma enthält Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen, ferner bei gut gefütterten Tieren Glykogenschollen.

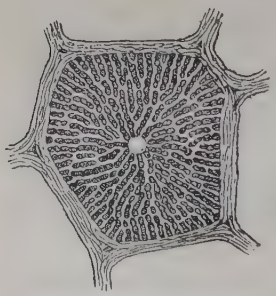


Fig. 6 (nach Heidenhain). Durchschnitt durch ein Leberläppchen des Schweines. Radiäre Anordnung der Leberzellen.

Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich konturiert; während der Verdauung sind sie größer, im Zentrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen (Fig. 6) sieht man die Zellen zu Strängen, den Leberzellenbalken, angeordnet, die in radiärer Richtung von einer im Zentrum jedes Läppchens gelegenen Vene (Vena centralis) gegen die Peripherie ausstrahlen. Die auf dem Schnitt sichtbaren Stränge sind aber in Wirklichkeit nicht isolierte Zellstränge, da jede Zelle des Balkens mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Verbindung steht.

Zwischen den Leberzellen liegen sowohl die feinsten Gallendrüsengänge (sogenannte Gallenkapillaren), als auch die Blutgefäßkapillaren.

Die Gallenkapillaren verhalten sich zu den Leberzellen, wie die

Lumina anderer Drüsen zu den begrenzenden Drüsenzellen. Zur Begrenzung einer Gallenkapillare reichen allerdings schon zwei Leberzellen aus; die Kapillare kommt dadurch zu stande, daß die rinnenförmigen Vertiefungen auf der Oberfläche zweier aneinander liegenden Leberzellen zusammen den Drüsengang bilden. Feinste Verzweigungen der Gallenkapillaren ragen in die Leberzellen bis zum Kern hinein. Jede Leberzelle beteiligt sich an der Bildung mehrerer Gallenkapillaren. Die Gallenkapillaren münden in die interlobulär verlaufenden Gallengänge.

Die Blutkapillaren stammen aus den interlobulär verlaufenden Pfortaderästen und gehen radiär im Leberläppchen zu der Zentralvene, die in die interlobulären Lebervenenäste führt. Die Blutkapillaren verlaufen auch zwischen den Leberzellen, aber so, daß an keiner Stelle Blutkapillaren und Gallenkapillaren direkt in Berührung kommen, sondern daß beide immer allseitig von Leberzellensubstanz umgeben sind. Zwischen Blutkapillaren und Gallenkapillaren liegt also immer Leberzellensubstanz.

Die Wand der Blutkapillaren in der Leber ist durchlässiger, als die in anderen Organen, daher ist die Leberlymphe eiweißreich.

Die Aeste der Leberarterie verzweigen sich nur im interlobulären Gewebe; ihre Kapillaren sammeln sich zu Venen, die in die Pfortaderäste münden. Die Lymphgefäße verlaufen in Begleitung der Pfortaderäste.

4. Die Bedingungen der Gallensekretion.

Die Sekretion der Galle läßt sich untersuchen an Tieren mit Fistel des Gallenganges.

Die Gallenabsonderung findet ununterbrochen statt, ist aber einige Stunden nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Die Zunahme der Sekretion bei der Verdauung wird durch resorbierte Substanzen bewirkt, die direkt anregend auf die Leberzellen wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus dem Darmkanal wieder resorbierten Gallensäuren, sowie auch durch das Sekretin, das in der Duodenalwand gebildet wird und das auch die Pankreassekretion anregt.

Der Druck in den Gallengängen kann größer sein als der Druck in der Pfortader, aber dennoch hängt die Gallensekretion auch vom Blutdruck ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle sezerniert, aber die Galle enthält dann mehr Trockensubstanz. Hemmend auf die Sekretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber infolge der Gefäßkontraktion).

Sekretorische Nerven der Leber konnten bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

5. Die Entleerung der Galle.

Die Galle wird aus der Leber herausbefördert durch den Druck des immer nachrückenden Sekrets. Der Ductus choledochus besitzt an seiner Einmündung in den Darm einen Sphinkter, der den Austritt der Galle regelt. Muskeln der Gallenblase und des Ductus choledochus tragen ferner zur Fortbewegung der Galle bei. Als Nerv für diese Muskeln wird der Splanchnicus angegeben.

Der Uebertritt von Galle aus dem Ductus choledochus in den Darm erfolgt, wenn die Duodenalschleimhaut von Fett und von Albumosen berührt wird.

Ist der Abfluß der Galle gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefäße und von da in das Blut über (Gelbsucht, Icterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

Kapitel IX. **Verdauung der Nahrung.**

Bei der Verdauung erleiden die meisten Nahrungsstoffe Veränderungen ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften, wodurch sie erst zur Resorption in das Blut und zur Assimilation geeignet werden. Denn nur wenige Nahrungsstoffe, z. B. Wasser, Salze, Traubenzucker, können ohne weiteres Bestandteile unseres Körpers werden, während gerade die wichtigsten Nahrungsstoffe, Eiweißstoffe, Fette und viele Kohlehydrate nicht in der von der Natur uns gebotenen Form resorbiert und assimiliert werden können.

Die Organe, in denen die Verdauung vor sich geht, bilden den Verdauungsschlauch (Tractus intestinalis); er setzt sich zusammen aus Mund, Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Dickdarm.

Der eigentlichen Verdauung geht voraus eine mechanische Zerkleinerung der festen Nahrungsmittel durch Beißen und Kauen. Alsdann werden die Speisen durch den Verdauungsschlauch hindurchbewegt und dabei verdaut.

Die Verdauung selbst wird bewirkt durch die Verdauungsfermente, welche die großen Moleküle der nativen Nahrungsstoffe hydrolytisch spalten in kleinere Moleküle und auflösen. Es werden Eiweißstoffe in Proteosen und Aminosäuren, Stärke in Zucker, Fette in Fettsäuren und Glycerin gespalten.

§ 1. **Mechanik der Verdauung.**

1. Mechanische Veränderungen der Speisen im Munde.

Die mechanischen Vorgänge im Munde bestehen in Beißen, Kauen, Saugen.

Das **Beißen** bezweckt die Abtrennung geeigneter Stücke von festen Nahrungsmitteln.

Das Abgebissene, der Bissen, wird durch das **Kauen** zerkleinert, mehr oder weniger zu einem Brei zerrieben und mit dem schleimhaltigen Mundspeichel durchtränkt, so daß er weich, schlüpfrig und so zum Schlucken geeignet wird.

Beim Beißen und Kauen wird die untere Zahnreihe gegen die obere, d. h. der Unterkiefer gegen den Oberkiefer bewegt.

Der Unterkiefer wird gehoben (gedreht um eine durch seine beiden Gelenke gehende horizontale Achse) vom Musculus Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus beiderseits, herabgezogen durch seine eigene Schwere und durch den Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus. Beim Herabziehen wird das Zungenbein festgestellt durch Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus und Sternothyreoideus.

Der Unterkiefer wird in horizontaler Richtung nach vorne verschoben durch beide Pterygoidei externi, nach links durch den rechten Pterygoideus externus, nach rechts durch den linken Pterygoideus externus.

Der Bissen wird beim Kauen und Zermalmen durch den Buccinator außen und durch die Zunge innen zwischen die Zähne geschoben.

Die Zunge wird durch den Genioglossus nach unten und vorn (Herausstrecken), durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen.

Der Zungenkörper besteht aus vertikal, quer und longitudinal gerichteten Muskelfasern. Durch Kombination der Kontraktionen dieser Fasern kommen die mannigfachen Gestaltveränderungen der Zunge zu stande.

Das **Saugen** dient der Aufnahme von flüssiger Nahrung. Es wird hierzu ein negativer Druck in der Mundhöhle erzeugt und dadurch die aufzunehmende Flüssigkeit angesaugt.

In der ruhig geschlossen gehaltenen Mundhöhle herrscht schon ein negativer Druck, nämlich etwa —3 mm Quecksilbersäule.

Das Saugen geschieht in zweierlei Art:

a) entweder dadurch, daß, nach Abschluß der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle durch Erhebung des weichen Gaumens, ein Inspirationszug gemacht wird (Schlürfen),

b) oder dadurch, daß die Mundhöhle gegen die Rachenhöhle durch Andrücken des hinteren Zungenteils an den Gaumen abgeschlossen, danach der Unterkiefer gesenkt und die Zunge vorne herabgezogen wird (reines Mundsaugen).

Der negative Druck in der Mundhöhle kann beim reinen Mundsaugen bis auf 700 mm Quecksilbersäule unter Atmosphärendruck gebracht werden. Der Säugling entwickelt beim Saugen einen Druck von etwa — 25 mm Quecksilbersäule.

2. Der Schluckakt.

Durch das Schlucken oder Schlingen wird die gekaute Speise in den Magen befördert.

Der Bissen wird von dem vorderen Teile der Zunge am harten Gaumen entlang auf den hinteren Teil der Zunge und hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben. Durch Reizung der dort in der Schleimhaut endigenden sensiblen Nerven löst er einen Reflex aus, der zu einer kräftigen Kontraktion der Musculi mylohyoidei, sowie der Palato- und Styloglossi führt. Dadurch wird die Zunge gehoben

und nach hinten gezogen, und so die Schluckmasse nach hinten in den Pharynx gedrängt.

Damit die Schluckmasse nur nach hinten entweicht, muß die Rachenhöhle gegen den Mund, die Nase und den Kehlkopf abgeschlossen sein.

Den Verschluß gegen die Mundhöhle bildet der hintere Teil der Zunge, der dem harten Gaumen anliegt, zusammen mit den ihm dicht anliegenden vorderen Gaumenbögen.

Der Verschluß des Rachens gegen die Nase erfolgt durch Hebung und Spannung des weichen Gaumens (durch den Levator und Tensor veli palatini), Vordrängen der hinteren Rachenwand (durch den Constrictor pharyngis superior) und Annäherung der beiden hinteren Gaumenbögen gegen die Medianlinie hin.

Der Verschluß gegen den Kehlkopf geschieht dadurch, daß der Mylo- und Geniohyoideus, sowie der vordere Bauch des Digastricus das Zungenbein, mithin zugleich unter Mitwirkung des Thyreohyoideus auch den Kehlkopf heben und nach vorne ziehen, so daß Zungenwurzel und Kehldeckel den Kehlkopfeingang verdecken.

Der bisher beschriebene erste Teil des Schluckakts erfolgt mit solcher Kraft, daß die Schluckmasse oft schon dadurch allein bis zur Cardia befördert wird; das geschieht besonders bei flüssigen und weichen Speisen. Nur feste und zu trockene Speisen bleiben zunächst noch im Rachen und Anfangsteil der Speiseröhre liegen und werden von da weiter abwärts befördert erst durch den zweiten Teil des Schluckakts.

Der zweite Teil des Schluckakts, der sich an den ersten anschließt, besteht in einer peristaltischen Bewegung, d. h. in einer von oben her beginnenden und nach unten fortschreitenden Einschnürung erst des Rachens (bewirkt durch die Constrictores pharyngis), dann des Oesophagus (Kontraktion der glatten Ringmuskeln). Die nacheinander sich einschnürenden Teile des Rachens und Oesophagus schieben dabei die Schluckmasse vor sich her.

Der Uebergang der Kontraktion von Querschnitt zu Querschnitt im Oesophagus geschieht nicht durch direkte Erregungsleitung in der Muskulatur, sondern wird vom Zentralnervensystem aus vermittelt, denn bei einem durchschnittenen Oesophagus erfolgt die Kontraktion auch noch in dem unteren Stück, nachdem sie im oberen abgelaufen ist.

Die Innervation der Muskeln der Mund- und Rachenhöhle geschieht:

1. Vom 3. Ast des Trigeminus: Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Mylohyoideus, vorderer Bauch des Digastricus, Tensor veli palatini.
2. Vom Facialis: Gesichtsmuskeln. Buccinator, hinterer Bauch des Digastricus, Stylohyoideus, Levator veli palatini, Musculus uvulae.
3. Vom Glossopharyngeus und Vagoaccessorius: Stylopharyngeus, Constrictores pharyngis. Oesophagusmuskeln.
4. Vom Hypoglossus: Sämtliche Zungenmuskeln, einschließlich des Geniohyoideus und Thyreohyoideus.

Die nervösen Zentren, von denen aus der Kau-, Saug- und Schluckakt ausgelöst wird, liegen im verlängerten Mark (siehe auch Kapitel XIX).

3. Magenbewegungen.

Die Magenwand enthält zwei Schichten von Muskelfasern, eine äußere mit longitudinal, eine innere mit zirkulär gerichteten Fasern.

Die beiden Oeffnungen des Magens, Cardia und Pylorus, sind gewöhnlich durch ihre tonisch erregten Ringmuskeln verschlossen. Die Cardia öffnet sich durch Nachlaß des Tonus ihres Muskels in der Regel jedesmal, wenn beim Schluckakt die peristaltische Kontraktion des Oesophagus am unteren Ende angekommen ist. Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um Teile des Mageninhalts in das Duodenum übertreten zu lassen.

Die Oeffnung des Pylorus findet nur statt, wenn das Duodenum leer ist oder wenn es Wasser, Salze oder Alkali enthält, nicht aber, wenn es Säuren oder Fette enthält.

Die Magenwand besteht aus zwei Teilen:

1. dem **Fundus,** der nur schwache Muskulatur besitzt,

2. dem Pylorusteil, **Antrum pylori,** der kräftig entwickelte Muskulatur hat. Der Fundus kann gegen den Pylorusteil abgeschlossen werden durch einen Ringmuskel an der Grenze beider Teile.

Entsprechend der Verteilung der Muskeln ist die Bewegung des Pylorusteils viel kräftiger als die des Fundus. Im Pylorusteil kann durch Kontraktion der Muskeln ein Druck bis zu 130 mm Quecksilbersäule hervorgerufen werden, im Fundus nur bis zu 35 mm.

Die Bewegungen des Fundus dienen hauptsächlich dazu, die Weite des Magens dem jeweiligen Inhalte anzupassen, der Pylorusteil dagegen führt peristaltische Bewegungen aus, die dazu dienen, die in den Magen gelangten Speisen mit dem Magensaft zu vermischen und den Mageninhalt in das Duodenum zu entleeren.

Die durch die Cardia später eintretende Nahrung schichtet sich gegen die im Fundus schon befindliche ab, und wird so noch nicht sogleich mit dem ganzen Mageninhalt vermischt.

Der Fundus dient als Behälter, der die einmalige Aufnahme größerer Mengen von Speisen ermöglicht, um dann von seinem Inhalte allmählich an den Darm so viel abzugeben, als durch die Darmverdauung bewältigt werden kann.

Die Zeit des Aufenthaltes der Speisen im Magen ist sehr verschieden. Flüssige und weiche Speisen werden schon bald nach der Aufnahme in den Darm entleert, feste Speisen verweilen dagegen längere Zeit im Magen. Am längsten bleiben Fette und schwer verdauliche Eiweißstoffe im Magen liegen. 7—8 Stunden nach der Mahlzeit haben auch die letzten Reste der aufgenommenen Speisen den Magen verlassen. Das Lumen des Magens ist dann fast ganz verschwunden.

Vom Magen werden noch Bewegungen ausgeführt, selbst wenn er ganz aus dem Körper ausgeschnitten ist. Die normale Erregung der Magenmuskulatur scheint daher von den in der Magenwand befindlichen Nervengeflechten auszugehen. Aber auch das Zentralnervensystem beeinflußt die Magenbewegungen. Es gibt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen ab, die im Vagus und Sympathicus verlaufen und deren Zentren in das verlängerte Mark, die Vierhügel und das Rückenmark verlegt werden.

Das **Erbrechen** besteht darin, daß der Mageninhalt unter Eröffnung der Cardia nach oben entleert wird. Die Entleerung erfolgt hauptsächlich durch Kontraktion des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, durch die der intraabdominale Druck stark gesteigert wird. Der Pylorusteil des Magens ist auch beim Brechakt beteiligt insofern, als er durch kräftige Kontraktion seinen Inhalt in den Fundus treibt.

Das Erbrechen wird hervorgebracht reflektorisch (Reizung der sensiblen Nerven der Magenwand durch abnormen Mageninhalt) oder durch Arzneistoffe, die direkt auf das im verlängerten Mark gelegene Brechzentrum wirken, oder durch psychische Einflüsse (Ekel).

4. Bewegungsvorgänge des Darmkanals.

Die Muskelschicht der Dünndarmwand besteht aus einer äußeren Schicht mit longitudinal und einer inneren mit zirkulär gerichteten Fasern. Der Dickdarm hat zirkulär gerichtete Muskelfasern und in drei bandförmigen Zügen angeordnete Längsfasern. Außerdem findet sich in der Schleimhaut des Darmes noch eine Muskelschicht.

Der **Dünndarm** vollführt bei der Verdauung Bewegungen, die man peristaltische Bewegungen nennt. Diese bestehen in periodisch auftretenden lokalen ringförmigen Einschnürungen, die durch die Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt werden und die, vom Pylorus beginnend, sich in der Richtung zum After hin wellenförmig fortpflanzen. Dicht unterhalb der jeweils verengten Stelle wird der Darm immer durch Kontraktion der Längsmuskeln erweitert. Durch diese Bewegungen wird der Speisebrei (Chymus) in der Richtung vom Pylorus zum After getrieben und zugleich mit den Verdauungssäften des Darmkanals vermischt.

Außer der Peristaltik beobachtet man auch rhythmische Kontraktionen der Längsmuskelfasern an einzelnen Darmschlingen, die ebenfalls zur Vermischung der Speisen mit den Verdauungssäften dienen.

Die Ursache der Darmbewegungen liegt vor allem im Darm selbst, da auch ausgeschnittene Darmschlingen noch spontane Bewegungen zeigen. Die Kontraktionen werden wahrscheinlich von den in der Darmwand befindlichen Nervengeflechten ausgelöst, die durch den Darminhalt mechanisch gereizt werden.

Durch Dyspnoë wird die Peristaltik verstärkt.

Außerdem ist die Peristaltik abhängig vom Zentralnervensystem. Der Vagus ist motorischer Nerv, der Splanchnicus Hemmungsnerv für die Peristaltik.

Der **Dickdarm** zeigt auch peristaltische und rhythmische, außerdem aber auch noch antiperistaltische (rückläufige) Bewegungen und tonische Kontraktionen besonders im unteren Abschnitt; letztere haben den Zweck, den Darminhalt so lange zurückzuhalten, bis er genügend aufgeschlossen und eingedickt ist.

Die Peristaltik ist im Dünndarm lebhafter als im Dickdarm.

Der Rücktritt von Dickdarminhalt in den Dünndarm wird durch die Ileocöcalklappe in der Regel verhindert.

Die Dickdarmmuskeln werden vom Bauch- und Beckenplexus des Sympathicus mit Nerven versehen.

5. Kotentleerung.

Der Anus wird gegen die anrückenden Kotmassen verschlossen dadurch, daß der glatte Sphincter ani internus und der quergestreifte externus in tonische Kontraktion geraten. Die Wirkung des äußeren Sphinkters wird verstärkt durch die willkürliche Kontraktion des Musculus levator ani, der wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift. Bei der Kotentleerung erfolgt Nachlaß des Tonus der Sphinkteren; dadurch wird dem Kot der Durchtritt nach außen gestattet.

Die Entleerung des Kotes selbst wird hervorgebracht durch die peristaltischen Bewegungen des Mastdarms, die durch die Bauchpresse unterstützt werden. Die Muskeln der Bauchpresse sind das Zwerchfell und die Bauchdeckenmuskeln.

Im Beckengrund wird ein Widerhalt für die Bauchpresse geschaffen dadurch, daß durch Kontraktion des Levator ani die Fascia pelvis angespannt wird.

Das Zentrum für die Kotentleerung liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch vom Mastdarm aus in Tätigkeit versetzt. Der Eintritt des Reflexes hängt bis zu einem gewissen Grade vom Willen ab.

Die vom Zentrum zu der Mastdarmmuskulatur gehenden motorischen und hemmenden Nerven verlaufen teils durch die vorderen Wurzeln der Lumbalnerven, das Ganglion mesentericum inferius, und den Nervus hypogastricus zum Plexus hypogastricus inferior, teils durch die Nervi erigentes, d. s. Nerven, die aus den vorderen Sakralwurzeln direkt zum Plexus hypogastricus inferior gehen.

Nach Querdurchtrennung des Rückenmarks oberhalb des Zentrums tritt noch geregelte Kotentleerung auf, die aber unabhängig vom Willen ist. Nach Durchschneidung der peripheren Nerven ist die Kotentleerung weniger vollkommen geregelt.

§ 2. Chemie der Verdauung.

1. Uebersicht über die Verdauung.

Durch die Verdauung werden die Nahrungsstoffe in lösliche, resorbierbare und assimilierbare Formen übergeführt.

Im **Mund** wird durch das Ptyalin und die Maltase des Speichels Stärke in Maltose, und diese in Traubenzucker gespalten.

Im **Magen** wird

1. durch Pepsin und Salzsäure Eiweiß in Albumosen und Peptone gespalten;

2. durch das Labferment Kaseïn zur Gerinnung gebracht.

Im **Darm** werden

1. durch das Trypsin des Pankreassaftes Eiweißstoffe in Peptone und diese in Aminosäuren gespalten;

2. durch das Ptyalin und die Maltase des Pankreassaftes, und durch die invertierenden Fermente des Darmsaftes Stärke in Maltose, und die Doppelzucker in einfache Zucker gespalten;

3. durch das Steapsin des Pankreassaftes Fette in Glycerin und Fettsäuren gespalten und die Fettsäuren durch die Galle gelöst.

Im Dickdarm werden die Nahrungsbestandteile noch durch Fäulnisvorgänge verändert.

2. Verdauung der Kohlehydrate.

1. Spaltung der Polysaccharosen in Disaccharosen.

Die Stärke und die Dextrine der Nahrung werden durch das **Ptyalin** des Speichels und des Pankreassaftes in Maltose gespalten.

Das Ptyalin oder die tierische Diastase kann zu Verdauungsversuchen gewonnen werden durch Extraktion von frischen oder getrockneten Speicheldrüsen oder von Pankreas mit Wasser oder Glycerin.

Die tierische Diastase unterscheidet sich von der pflanzlichen, dem saccharifizierenden Ferment der keimenden Gerste, dadurch, daß erstere bei einer Temperatur von 40°, letztere bei 60° am stärksten saccharifizierend wirkt. Temperaturen über 60° zerstören das Ptyalin.

Bei der Bildung der Maltose aus Stärke treten Zwischenprodukte auf, die man Dextrine nennt. Diese unterscheiden sich voneinander durch ihr Verhalten gegen Jod; sie werden, je nachdem sie sich mit Jod blau, rot oder gar nicht färben, Amylo-, Erythro- und Achroodextrin genannt.

Ptyalin wirkt am besten in sehr schwach saurer Lösung. Durch größere Mengen von Alkalien oder Säuren wird das Ptyalin unwirksam gemacht oder sogar zerstört.

Die Weiterwirkung des Speichelptyalins im Magen wird daher aufgehoben, sobald die verschluckten Speisen mit dem stark sauren Mageninhalt vermengt werden. Immerhin unterliegt der Speisebrei, nachdem er in den Magen gelangt ist, noch einige Zeit der Ptyalinwirkung, ja manchmal wird sogar der größte Teil der Stärke noch im Magen verdaut, weil die Sekretion des sauren Magensaftes erst bei der Nahrungsaufnahme beginnt, mithin zunächst im Magen nur eine für die Ptyalinwirkung günstige, schwach saure Reaktion herrscht, und weil die später verschluckten Speisen nicht gleich mit dem ganzen Mageninhalt vermengt werden.

Die im Mund und Magen nicht verdaute Stärke unterliegt hauptsächlich der Wirkung des Pankreasptyalins, nachdem die stark saure Reaktion des Speisebreis nach dem Uebertritt in den Darm durch die dort befindlichen alkalisch reagierenden Sekrete aufgehoben worden ist. In geringerem Grade beteiligt sich an der Stärkespaltung auch das diastatische Ferment des Darmsaftes.

2. Spaltung der Disaccharosen in Monosaccharosen.

Die Maltose wird weiter gespalten in Traubenzucker durch die im Speichel, Pankreassaft und Darmsaft enthaltene **Maltase.**

Im Mundspeichel findet sich nur sehr wenig Maltase, daher wird durch denselben auch nur in geringem Umfange Traubenzucker gebildet. Hauptsächlich findet die Bildung des Traubenzuckers im Darm statt.

Rohrzucker und Milchzucker werden durch zwei invertierende Fermente des Darmsaftes, die **Invertase** und **Lactase,** in die entsprechenden einfachen Zucker gespalten.

Auch die Salzsäure des Magens wirkt etwas spaltend auf die Disaccharosen.

3. Verdauung des Eiweiß.

Die Eiweißstoffe werden gespalten in Albumosen, Peptone und Peptide, sowie in Aminosäuren (Leucin, Tyrosin, Hexonbasen, Tryptophan u. s. w.). Diese Spaltung erfolgt hauptsächlich

A) durch das Pepsin und die Salzsäure im Magen,

B) durch das Trypsin und das Erepsin im Darm.

A) Die Verdauung durch Pepsin-Salzsäure.

Pepsin allein, ohne freie Salzsäure, ist nicht im stande, die Eiweißstoffe zu spalten.

Die **Salzsäure** allein kann zwar schon Eiweiß in Proteosen und Aminosäuren spalten, aber nur bei stärkerer Konzentration, bei Siedetemperatur oder bei längerer Wirkungszeit.

Die Salzsäure ist daher vielleicht die eigentlich spaltende Substanz des Magensaftes, während vom Pepsin das Eiweiß leichter spaltbar gemacht, also nur die Wirkung der Säure unterstützt wird. Die Wirkung der Salzsäure auf das Eiweiß ist aber keine fermentartige, wie z. B. bei der Verzuckerung der Stärke, wo dieselbe Menge Säure unbegrenzte Mengen Stärke zu spalten vermag, denn bei der Eiweißverdauung wird die Salzsäure verbraucht, indem sie sich mit den Verdauungsprodukten zu den sauer reagierenden Proteosenchlorhydraten verbindet und so unwirksam wird. Das Pepsin ist dagegen als Ferment unbegrenzt wirksam.

Zur Verdauung des Eiweiß durch Pepsin ist freie Salzsäure nötig.

Am günstigsten für die Verdauung ist ein Gehalt des Magensaftes von 0,2—0,4 % freier Salzsäure.

Die Acidität des Magensaftes ist kein Maß für die vorhandene freie Salzsäure, weil erstens der Magensaft freie organische Säure, besonders Milchsäure, enthalten kann, und zweitens auch die Proteosenchlorhydrate sauer reagieren. Freie Salzsäure im Magensaft ist nur das, was die Günzburgsche Reaktion gibt (siehe S. 81).

Während der lebhaften Verdauung findet sich im Magen aber oft keine freie Salzsäure, weil sie in dem Maße, wie sie sezerniert wird, auch sofort gebunden und verbraucht wird.

Wie künstliche Verdauungsversuche lehren, kann die Salzsäure auch durch andere Säuren vertreten werden, doch stehen alle der Salzsäure an Wirksamkeit nach. Die häufig im Magensaft vorkommende Milchsäure, entstanden durch Gärung aus Kohlehydraten, hat demnach auch verdauende Wirkung; sie ist aber kein normaler Bestandteil des Magensaftes, daher ist ihre Beteiligung an der Verdauung nur eine zufällige.

Die Salzsäure wirkt ferner dadurch begünstigend auf die Verdauung, daß sie die ungelösten Eiweißstoffe mehr weniger zur Quellung bringt, indem sie stark quellbare Verbindungen mit Eiweiß bildet.

Das stark quellungsfähige Fibrin wird rascher verdaut als das wenig quellende, geronnene Hühnereiweiß, natives Eiweiß leichter als koaguliertes, tierisches leichter als pflanzliches.

Die Säure des Magensaftes hat außer der bisher erwähnten Wirkung noch ganz besondere Bedeutung als **desinfizierendes Mittel**, durch das krankheit- und fäulniserregende Mikroorganismen, die mit den Speisen in den Magen kommen können, getötet und unschädlich gemacht werden. Diese Wirkung kommt vor allem der freien Salzsäure zu, aber auch den sauer reagierenden Verbindungen der Proteosen mit Salzsäure. Nach Exstirpation des Magens ist die Erhaltung des Lebens noch möglich, wenn keimfreie Nahrung in kleinen Mengen öfter aufgenommen wird.

Der Pepsingehalt des Magensaftes hat Einfluß auf die Verdauungsintensität.

Die Verdauungsintensität nimmt mit steigendem Pepsingehalt innerhalb gewisser Grenzen proportional der Quadratwurzel aus den Pepsinkonzentrationen zu.

Das Pepsin wirkt am besten bei 37° C. Es wird durch Erhitzen über 60° C., durch starken Alkohol und schon durch geringe Mengen von freiem Alkali zerstört. Letzteres erfolgt nicht bei Gegenwart von unverdautem Eiweiß, wahrscheinlich weil das Pepsin sich an festes unverdautes Eiweiß anhängt.

Um Pepsinlösung zu Verdauungsversuchen zu gewinnen, wird Magenschleimhaut, besonders vom Fundus, mit Glycerin extrahiert oder mit 0,2- bis 0,4%iger Salzsäure digeriert.

Die bei der Verdauung entstandenen Spaltungsprodukte wirken, wie bei allen fermentativen hydrolytischen Prozessen, so auch bei der Pepsin-Salzsäureverdauung hemmend auf die weitere Verdauung; es muß allerdings die Menge der angehäuften Proteosen schon sehr groß sein, bis es zu einem völligen Stillstand der Verdauung kommt. Dieser Einfluß der

Verdauungsprodukte kommt im Magen aber wohl kaum zur Geltung, weil die Produkte immer gleich weggeschafft werden.

Die Verdauungsprodukte hemmen auch dadurch die Verdauung, daß sie die Salzsäure chemisch binden und dadurch unwirksam machen, so daß es an freier Salzsäure mangelt. Zufuhr neuer Säure bringt in dem Falle die Verdauung wieder in Gang.

Salze können die Pepsinverdauung hemmen oder aufheben durch Verhinderung der Quellung oder durch Fällung des Pepsins.

Der allmählich aus dem Magen in den Darm übergetretene saure Speisebrei wird dort neutralisiert durch die alkalisch reagierenden Sekrete, mit denen die Speisen jetzt in Berührung kommen. Alsdann hört die Wirkung des Pepsins auf, die Trypsinwirkung fängt an.

B) Die Verdauung durch Trypsin.

Das **Trypsin** spaltet die Eiweißstoffe sowohl bei neutraler, wie bei schwach saurer und alkalischer Reaktion.

Für die Trypsinverdauung ist es günstig, wenn die Pepsineinwirkung vorausgegangen ist.

Um Trypsinlösungen zu Verdauungsversuchen zu erhalten, wird das Pankreas mit stark verdünnter Essigsäure digeriert und dann mit Glycerin extrahiert. Die Trypsinwirkung ist in derselben Weise von dem Fermentgehalt abhängig, wie die Pepsinwirkung.

C) Unterschiede der Pepsin-Salzsäureverdauung und der Trypsinverdauung.

Die Pepsin-Salzsäureverdauung und die Trypsinverdauung unterscheiden sich:

a) hinsichtlich der Zwischenprodukte der Verdauung.

Bei der Pepsin-Salzsäureverdauung entstehen nacheinander:

1. ein durch Hitze koagulierbarer Eiweißstoff,
2. Acidalbumin (siehe S. 23),
3. primäre Albumosen (siehe S. 27),
4. sekundäre Albumosen und Peptone (siehe S. 27).

Bei der Trypsinverdauung entsteht zunächst auch ein durch Hitze koagulierbarer Eiweißstoff, nicht aber primäre Albumosen, sondern sogleich sekundäre Albumosen und Peptone.

b) hinsichtlich der Endprodukte der Verdauung.

Bei der Pepsinverdauung wird nie alles Eiweiß peptonisiert, ein Teil bleibt Deuteroalbumose.

Von kristallisiertem Pferdeserumalbumin z. B. wird nur die Hälfte durch Pepsin peptonisiert.

Bei der Trypsinverdauung wird nicht nur das Eiweiß vollständig

peptonisiert, sondern auch noch weiter gespalten in Peptide und Aminosäuren.

Bei sehr lange dauernder künstlicher Verdauung entstehen auch unter der Einwirkung des Pepsins aus den Peptonen noch Aminosäuren. Von physiologischer Bedeutung ist diese weitgehende Spaltung aber nicht wegen der relativ kurzen Zeit der Verdauung im Magen.

Durch das Trypsin wird aber auch bei der normalen Verdauung im Darme ein erheblicher Teil des Eiweiß in Aminosäuren gespalten. An dieser Spaltung ist auch das Erepsin des Darmsaftes beteiligt.

Das Trypsin wirkt also schneller und intensiver verdauend als das Pepsin.

c) hinsichtlich der Wirkung auf die einzelnen Eiweißarten.

Von den Proteïden wird Nucleïn durch Pepsin schwer, durch Trypsin leicht verdaut.

Die Spaltung der Nucleïne wird nach neueren Angaben indes durch ein besonderes Ferment des Pankreassaftes, die Nuclease, bewirkt.

Die übrigen Proteïde außer den Nucleïnen werden durch Magensaft erst in ihre Komponenten gespalten, nachher wird das abgespaltene Eiweiß wie die Proteïne verdaut.

Die einzelnen Proteïne, auch die vegetabilischer Herkunft, liefern Proteosen, die voneinander nur wenig verschieden sind.

Von den Albuminoiden wird

Kollagen nur durch Pepsin,

Elastin schwer durch Pepsin, leichter durch Trypsin,

Leim sowohl durch Pepsin, wie durch Trypsin verdaut.

Das Kollagen geht bei der Pepsinverdauung erst unter Quellung in Leim über.

Selbstverdauung des Magens. Wird ein Stück ausgeschnittener Magenschleimhaut mit 0,2%iger Salzsäure bei 40° digeriert, so verdaut es sich selbst. Daß in der Norm die Magenschleimhaut sich nicht selbst verdaut, wird dadurch erklärt, daß in den Zellen der Magenschleimhaut ein die Wirkung des Pepsins aufhebendes Antiferment, das Antipepsin, enthalten ist. Ebenso soll die Darmwand vor der Trypsineinwirkung durch ein Antitrypsin geschützt sein. Eine antitryptische Wirkung kommt auch dem Blutserum zu.

4. Die Gerinnung des Kaseïns.

Das Kaseïn der Milch gerinnt im Magen, bevor es verdaut wird. Die Gerinnung wird bewirkt durch das **Lab** oder Chymosin, durch welches das Kaseïn umgewandelt wird in Parakaseïn; letzteres verbindet sich mit Kalk zu einer unlöslichen Verbindung, dem Käse.

Für die Kaseïngerinnung ist daher Anwesenheit von löslichen Kalksalzen erforderlich; sie kann gehemmt werden durch Ausfällen der Kalksalze, z. B. mittels oxalsaurer Salze aus der Milch.

Das Lab ist nicht nur in saurer, sondern auch in neutraler und schwach alkalischer Lösung wirksam.

Das Lab, das zur Käsebereitung benützt wird, wird gewonnen durch Extraktion von Kälbermagen.

Ueber den Zweck der Milchgerinnung siehe S. 107.

5. Verdauung der Fette.

Die Neutralfette werden durch das **Steapsin** oder die Lipase des Pankreassaftes unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und Fettsäuren.

Sobald durch diese Spaltung etwas Fettsäure gebildet ist, findet unter der Einwirkung der Soda des Darminhaltes eine Seifenbildung statt, die zur Emulgierung der noch vorhandenen neutralen Fette führt. Durch die Emulsionsbildung wird die Oberfläche des neutralen Fettes sehr vergrößert, und dadurch werden die Fette der weiteren Einwirkung des Steapsins leichter zugängig gemacht. Alsdann wird alles Fett gespalten. Die früher herrschende Ansicht, daß ein großer Teil der Neutralfette ungespalten in emulgierter Form resorbiert werde, hat sich als unrichtig erwiesen.

Bei Ausschaltung der Steapsinwirkung durch Pankreasexstirpation ist die Ausnützung der gewöhnlichen Nahrungsfette beträchtlich herabgesetzt, nicht aber die Ausnützung des Milchfettes, da dies fein emulgierte Fett noch leicht durch das fettspaltende Ferment des Darmsaftes und durch die Fäulnis gespalten wird.

Gelegentlich im Magen beobachtete Fettverdauung ist durch Uebertreten von Pankreassaft in den Magen bedingt.

Auch Lecithin wird durch den Pankreassaft gespalten.

Von den Spaltungsprodukten des Fettes ist das Glycerin ohne weiteres in Wasser löslich; die Fettsäuren werden zum Teil dadurch gelöst, daß sie mit der Soda des Darminhaltes lösliche Natronseifen bilden, zum Teil werden sie aber als freie Fettsäuren gelöst durch die **Galle.** Diese Wirkung der Galle beruht auf ihrem Gehalt an gallensauren Salzen, die im stande sind, bei Gegenwart von Soda freie Fettsäuren zu lösen, indem sie zuerst die Oelsäure lösen und indem danach in der Mischung von Galle und Oelsäure auch die schwer schmelzbaren Fettsäuren, Palmitin- und Stearinsäure teils frei, teils nach Ueberführung in Seife gelöst werden. 100 g Galle können bis zu 19 g Fettsäure lösen.

Bei Menschen und Tieren mit Gallenfisteln, bei denen die Galle nach außen abfließt, hat man eine sehr schlechte Ausnützung der Fette beobachtet.

Die Galle befördert übrigens die Verdauungsvorgänge auch dadurch, daß sie

1. die Umwandlung des Steapsinogens in Steapsin bewirkt;
2. die Einwirkung des Steapsins unterstützt, weil sie die Fette für Wasser benetzbar macht;
3. durch ihren Sodagehalt die Magensäure neutralisieren und die Fette emulgieren hilft.

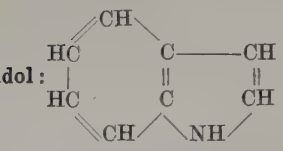
6. **Darmfäulnis** und **Darmgärung.**

Im Darmkanal, besonders im Dickdarm, gehen Fäulnis- und Gärungsprozesse vor sich, die durch Mikroorganismen bewirkt werden, und die auch chemische Veränderungen des Darminhaltes zur Folge haben.

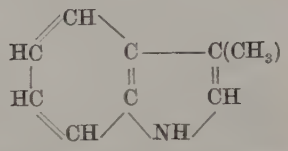
Aus **Proteosen** entstehen bei der Fäulnis **Aminosäuren**, und aus diesen:

1. Fettsäuren, aromatische Säuren und Ammoniak.
2. Phenol, Parakresol, sowie

Indol:



und **Skatol:**



3. Gase: Kohlensäure, Wasserstoff, Methan, Schwefelwasserstoff.

Die Fäulnis führt also wie die Trypsinverdauung auch zur Bildung von Aminosäuren; bei der Fäulnis werden aber noch Fettsäuren, aromatische Säuren, Phenole, Indol und Skatol gebildet, die bei der Trypsineinwirkung nicht entstehen.

Die **Fette** werden durch die Darmfäulnis in Glycerin und Fettsäuren gespalten und letztere teilweise noch weiter in niederere Fettsäuren zerlegt.

Aus **Kohlehydraten** entstehen durch Gärung Alkohol, Milchsäure, Essigsäure, Bernsteinsäure, Kohlensäure, Methan. Stärke wird teilweise vorerst verzuckert. Auch die unverdauliche Cellulose unterliegt der Darmfäulnis, wobei aber nicht erst Zucker entsteht. Durch die Zersetzung der Cellulose können die von ihr eingeschlossenen Nahrungsstoffe noch den Verdauungssäften zugängig gemacht werden.

Von den Veränderungen der Bestandteile der Verdauungssäfte durch die Fäulnis seien erwähnt: die Bildung des Dyslysin aus Cholalsäure und die Bildung des Kotfarbstoffs Sterkobilin aus den Gallenfarbstoffen.

7. Kotbildung und Ausnützung der Nahrungsstoffe.

Zusammensetzung des Kotes:

Die unverdauten und die nicht resorbierten Reste der Nahrung und der Sekrete des Verdauungsschlauches werden als **Kot** (Fäces) durch den After entleert.

Der Kot enthält:

1. Unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile.

Z. B. Pflanzenreste, Keratinsubstanzen, Nucleïn, ferner Muskelfasern, Bindegewebsteile, Kaseïnklümpchen, Stärkekörner, Fett, Hämatin.

2. Reste der Sekrete des Verdauungsschlauches.

Z. B. Cholalsäure, Dyslysin, Gallenfarbstoffe, Cholesterin, Lecithin, Mucin.

3. Abgestoßene Darmepithelzellen und deren Zerfallsprodukte.

4. Produkte der Darmfäulnis: Skatol, Indol, Schwefeleisen, Schwefelammonium, Fettsäuren. Mit dem Kot werden auch die gasförmigen Produkte der Darmfäulnis entleert (Methan, Schwefelwasserstoff).

5. Salze der Nahrung und der Darmsekrete.

Die Asche des Kotes enthält besonders Phosphorsäure, Kalk und Eisen.

Schließlich finden sich im Kot Parasiten und Spaltpilze.

Die Reaktion des Kotes kann neutral, sauer oder alkalisch sein. Sein Geruch ist durch Indol, Skatol und andere flüchtige Substanzen bedingt. Die Farbe des Kotes ist gewöhnlich hell- oder dunkelbraun; sein Farbstoff ist bei der Darmfäulnis aus Bilirubin hervorgegangen, er heißt Sterkobilin.

Im Dickdarm wird der Kot durch Wasserresorption eingedickt und zu Kotballen geformt.

Die Menge des täglich abgegebenen Kotes beträgt etwa 120 bis 150 g mit 30—37 g Trockensubstanz.

Ausnützung der Nahrungsstoffe:

Der Kot enthält unverdaute Nahrungsstoffe; demnach werden nicht alle aufgenommenen Nahrungsstoffe vom Körper ausgenützt. Der Grad der Ausnützung kann dadurch bestimmt werden, daß man von der ganzen in den Mund eingeführten Menge eines Nahrungsstoffes den im Kot wieder erschienenen Teil subtrahiert. Da sich indes dieser Teil allein nicht genau genug bestimmen läßt, so fehlen uns sichere Daten über den Grad der Ausnützung. Die Ausnützung der Nahrungsmittel muß berücksichtigt werden bei der Berechnung der Kost des Menschen.

Die tierischen Nahrungsmittel werden besser ausgenützt als die pflanzlichen.

Es werden ungefähr resorbiert

	Eiweiß	Fett	Kohlehydrat
von Fleisch und Ei	97 %	95 %	—
„ Milch	94 %	96 %	100 %
„ Weißbrot	80 %	—	99 %
„ Schwarzbrot, Kartoffeln . .	70 %	—	90 %
„ gelben Rüben	60 %	—	80 %.

Die Ursachen der schlechten Ausnützung der pflanzlichen Nahrung sind folgende:

1. Der Zutritt der Verdauungssäfte zu den eigentlichen Nahrungsstoffen ist bei Pflanzen vielfach durch die Cellulosehüllen, in denen die Nahrungsstoffe eingeschlossen sind, gehindert.

Pflanzliche Nahrungsmittel werden daher umso besser ausgenützt, je mehr die Nahrungsstoffe durch die Art der Zubereitung von ihren Cellulosehüllen befreit sind.

2. Die Cellulose regt, wahrscheinlich durch mechanische Reizung, die Darmperistaltik an; die pflanzlichen Nahrungsmittel werden daher schneller durch den Darm bewegt, als die tierischen, und zwar so schnell, daß sie schon wieder ausgestoßen werden, bevor sie ganz ausgenützt sind.

Kapitel X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe.

1. Allgemeines über die Resorption und Assimilation.

Resorption nennt man den Vorgang, bei dem die gelösten Nahrungsstoffe aus dem Darm direkt oder durch die Lymphbahnen in das Blut gelangen, um von letzterem den Geweben und Organen des Körpers zugeführt zu werden.

Assimilation nennt man die chemischen Vorgänge, welche die resorbierten Nahrungsstoffe durchzumachen haben, bis sie als Bestandteile der Zellen und Gewebe ihre Verwendung finden.

Da die unlöslichen oder nicht diffusiblen Nahrungsstoffe durch die Verdauung löslich und diffusibel werden, so spielt wahrscheinlich bei der Resorption die Osmose der gelösten Substanzen eine Rolle. Indes lassen sich doch gerade die wichtigsten Resorptionsvorgänge nicht aus den uns bekannten Gesetzen der Osmose allein erklären.

Resorption findet nämlich auch statt, wenn keine Konzentrationsdifferenz zwischen Blut und Darminhalt besteht. Z. B. wird Blutserum, das man einem Tier entzieht und dann in den Darm desselben Tieres bringt, gut resorbiert.

Die Triebkraft, die die Resorption entgegen den osmotischen Kräften bewirkt, muß auf der aktiven Beteiligung der Epithelzellen an dem Resorptionsvorgang beruhen. Denn die Resorption gestaltet sich entsprechend den Gesetzen der Osmose, wenn man die Darm-

epithelzellen durch Eingabe von Fluornatrium funktionell, aber nicht nachweisbar anatomisch schädigt.

Gleichzeitig mit der Resorption ist in vielen Fällen schon in der Darmwand Assimilation verknüpft.

Der **Ort der Resorption** ist hauptsächlich der Darm, weniger der Magen.

Im Magen wird reines Wasser gar nicht resorbiert, sondern im Gegenteil Wasser von der Magenschleimhaut an den Mageninhalt abgegeben. Wässerige Lösungen von Salzen, Zucker und Peptonen werden resorbiert, wenn sie sehr konzentriert sind. Die Resorption im Magen wird begünstigt durch Gewürze, z. B. Kochsalz, Senföl, Pfefferminz, Pfeffer, durch Alkohol und andere Narcotica.

Im Dünndarm, der Hauptstätte der Resorption, ist die resorbierende Oberfläche sehr groß. Die Zotten der Dünndarmschleimhaut bedingen nämlich, daß die resorbierende Oberfläche etwa 23mal größer ist, als wenn die Schleimhaut einfach glatt ohne Zotten gebaut wäre. Auf 1 cm^2 der Dünndarmschleimhaut kommen 2500 Zotten.

Das Epithel der Dünndarmschleimhaut ist Zylinderepithel. Die Zellen tragen auf der nach dem Darmlumen gerichteten Oberfläche einen feinstreifigen Saum. Jede Zotte enthält in ihrem Inneren ein zentrales Chylusgefäß. Zwischen diesem und der Epithelschicht der Zotten liegen die Blutgefäße, ein Kapillarnetz mit zuführender Arterie und abführender Vene. Das Chylusgefäß ist umgeben von glatten Muskelfasern, die durch ihre Kontraktion die Zotte verkürzen, dadurch das Chylusgefäß zusammendrücken und so die Entleerung des Chylus in die Lymphbahnen fördern.

Im Dickdarm findet auch noch erhebliche Resorption statt. Unter anderem geht hier die Wasserresorption vor sich, durch die der Darminhalt eingedickt wird. Nahrungsstoffe werden im Dickdarm sogar resorbiert, wenn sie in löslicher Form vom After her als „ernährende Klystiere“ eingeführt sind.

Die **Abzugswege der resorbierten Nahrungsstoffe** aus dem Darm sind die Pfortader und die Lymphgefäße mit dem Ductus thoracicus.

Durch die Pfortader werden das Wasser, die Salze, der Zucker und das Eiweiß, durch die Lymphgefäße die Fette abgeführt.

Das Wasser, die Salze und der Zucker gelangen nach dem Durchgang durch die Epithelschicht in die Blutkapillaren, die dicht unter der Epithelschicht liegen, und werden von da aus mit dem Blute durch die Pfortader abgeführt.

Das Pfortaderblut enthält während der Kohlehydratresorption immer mehr Zucker, als das arterielle Blut.

Nur bei Aufnahme sehr großer Flüssigkeitsmengen gelangt ein Teil des Zuckers und des Wassers auch in die Lymphbahnen. Bei Tieren hat man nämlich beobachtet, daß die aus dem Ductus thoracicus ausfließende Lymphmenge nur nach Eingabe sehr großer Flüssigkeitsmengen vermehrt ist, und daß während der Resorption der Kohlehydrate eine Zunahme des Zuckergehaltes im Chylus nur nach Einfuhr großer Mengen konzentrierter Zuckerlösung in den Darm auftritt.

Beobachtungen an einem Menschen mit einer Fistel der Cisterna chyli, aus der die ganze Chylusmenge ausfloß, haben auch ergeben, daß im Chylus höchstens Spuren des resorbierten Zuckers wiederzufinden sind.

Das resorbierte Eiweiß gelangt auch in die Pfortader, denn bei Tieren, denen der Ductus thoracicus unterbunden ist, sind die Eiweißernährung und der Eiweißstoffwechsel nicht gestört.

In dem Chylus, der aus der Fistel der Cisterna chyli in dem erwähnten Falle ausfloß, war der Eiweißgehalt während der Eiweißresorption nicht gesteigert.

Die Fettsäuren und das Glycerin werden bei der Resorption schon in der Darmwand wieder zu Fetten vereinigt, und diese gehen größtenteils in die Lymphbahnen über. Die Lymphbahnen und der Ductus thoracicus sehen während der Fettresorption weiß aus wegen der milchigen Trübung des Chylus durch die resorbierten emulgierten Fette.

Da übrigens im Chylus, der während der Fettverdauung aus dem Ductus thoracicus oder aus einer Chylusfistel ausfließt, nicht alles aufgenommene Fett wiedergefunden wird, so ist anzunehmen, daß ein Teil der Fette doch auch durch die Blutgefäße abgeführt wird.

2. Resorption und Assimilation der Eiweißstoffe.

Die resorbierten Proteosen erleiden schon in der Darmwand Veränderungen. Sie kommen nämlich nicht im Blute oder in der Lymphe als solche vor.

Injiziert man Proteosen in das Gefäßsystem, so werden sie sogar schnell größtenteils durch den Harn ausgeschieden.

Durch die Darmepithelzellen werden wahrscheinlich aus den Proteosen Proteïne gebildet. Denn man kann einen Ansatz von Proteïnen am Körper erzielen, wenn man in der Nahrung außer Proteosen keine anderen Eiweißstoffe dem Körper zuführt. Hier muß also das genuine Körpereiweiß aus den verfütterten Proteosen entstanden sein.

Die durch die Trypsinwirkung und die Erepsinwirkung im Darm entstandenen und resorbierten Aminosäuren sind zum Teil an der Eiweißsynthese in der Darmwand mitbeteiligt.

In das Blut gelangt das Eiweiß aus der Darmwand wahrscheinlich vorwiegend als Albumin, denn der Serumalbumingehalt des Blutes nimmt nach Eiweißaufnahme zu.

Manche löslichen genuinen Eiweißstoffe können auch als solche resorbiert werden, ohne erst verdaut zu sein.

Man hat beobachtet, daß solche Eiweißstoffe, in fermentfreie isolierte Darmschlingen verbracht, rasch und vollständig resorbiert wurden, ohne daß man zu irgend einer Zeit Albumosen und Peptone hätte nachweisen können.

Einige dieser resorbierbaren Eiweißstoffe, z. B. Serumeiweißstoffe, werden, wenn sie als solche resorbiert oder direkt in das Blut injiziert sind, auch assimiliert und im Haushalt des Körpers verwendet, andere, z. B. Kaseïn, Eieralbumin, Hämoglobin, werden in diesem Falle dagegen rasch durch den Harn wieder ausgeschieden.

Werden diese Eiweißstoffe mit der Nahrung aufgenommen, so werden sie, obwohl schon an sich resorbierbar, doch meist verdaut; diese Verdauung ist zweckmäßig, weil aus den Spaltungsprodukten der an und für sich nicht assimilierbaren Eiweißstoffe in der Darmwand andere Eiweißstoffe aufgebaut werden, welche der Organismus in seinem Stoffwechsel verwerten kann.

Gelöstes Eieralbumin, in mäßigen Mengen mit der Nahrung eingeführt, wird vollständig verdaut; nur wenn es in großen Mengen eingeführt wird, wird es zum Teil unverdaut resorbiert, gelangt aber dann wieder im Harn zur Ausscheidung.

Kaseïn und Hämoglobin, mit der Nahrung eingeführt, werden im Magen gefällt und sind daher nicht resorbierbar, ohne durch die Verdauung aufgelöst und in der Darmwand zu neuem Eiweiß aufgebaut zu werden. Die Kaseïngerinnung durch das Lab ist also zweckmäßig, denn würde das Kaseïn nicht gefällt, so würde es als solches resorbiert und durch den Harn wieder verloren gehen.

Mit dem Blute gelangen die resorbierten Eiweißstoffe zu den Organen, wo sie zum Aufbau der Gewebe verwendet werden.

Nach reichlicher Eiweißzufuhr findet zunächst ein Eiweißansatz in der Leber statt, deren Gewicht dabei erheblich zunimmt.

Die Produkte der Eiweißfäulnis: Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol und Skatol werden auch zum Teil resorbiert, aber wieder durch den Harn ausgeschieden (siehe S. 112).

3. Resorption und Assimilation der Fette.

Aus den Fettsäuren, resp. Seifen, und dem Glycerin, die durch die Spaltung der Fette bei der Verdauung entstehen und unter Mitwirkung der Galle gelöst werden, werden in der Darmschleimhaut wieder Neutralfette gebildet.

Auch nach Fütterung von freien Fettsäuren oder Seifen findet man im Chylus, in dem die resorbierten Fette aus dem Darm abfließen, Neutralfett; in diesem Falle wird das zur Bildung der Neutralfette nötige Glycerin von der Darmwand selbst geliefert. Nach Eingabe von Fettsäureäthylestern erscheinen ferner die entsprechenden Fettsäureglycerinester im Chylus.

Die Bildung der Neutralfette erfolgt in den Epithelzellen. Während der Fettresorption findet man die Darmepithelzellen erfüllt mit

Fetttröpfchen von verschiedener Größe, die in dem dem Darmlumen zugekehrten Teile der Zellen in kleinen, nahe der Basis in größeren Tropfen auftreten.

Aus den Darmepithelzellen gelangt das Fett in emulgierter Form in den Chylus, und mit diesem durch den Ductus thoracicus in das Blut. Die resorbierten Fette werden, soweit sie nicht gleich der Verbrennung anheimfallen, in den Zellen des Fettgewebes als Körperfett abgelagert.

Der Fettgehalt des Blutes ist während der Fettresorption etwas größer, als in der Nüchternheit. Außerdem nimmt aber auch der Fettgehalt des Blutes im Hunger zu, weil dann das aufgespeicherte Fett aus dem Fettgewebe durch das Blut nach den Verbrennungsstätten transportiert wird.

Unmittelbar nach fettreichen Mahlzeiten findet man auch beträchtliche Mengen von Fett in den Leberzellen auftreten (physiologische Fettinfiltration), das aber nach kurzer Zeit daraus wieder verschwindet.

4. Resorption und Assimilation der Kohlehydrate.

Die Kohlehydrate gelangen als Monosaccharosen, ohne Veränderung in der Darmwand zu erleiden, in das Pfortaderblut und mit diesem in die Leber.

Rohrzucker und Milchzucker werden nicht als solche, sondern in ihre einfachen Zucker gespalten resorbiert. Wenn sie direkt in das Blut injiziert werden, werden sie durch den Harn ausgeschieden.

Durch die Leberzellen werden die Monosaccharosen in eine Polysaccharose, das **Glykogen,** umgewandelt und abgelagert. Zweck der Glykogenbildung ist, das Blut vor Ueberladung mit Zucker zu schützen; übersteigt nämlich der Zuckergehalt des Blutes eine gewisse Grenze (0,2 %), so wird der überschüssige Zucker durch den Harn ausgeschieden.

Der Zuckergehalt des Pfortaderblutes ist während der Kohlehydratresorption und Glykogenbildung größer als der des arteriellen und Lebervenenblutes.

Glykogen entsteht aus Traubenzucker, Lävulose und Galaktose. Das aus Lävulose und Galaktose gebildete Glykogen ist dem aus Dextrose gebildeten identisch. Bei der Bildung des Glykogens aus Lävulose und Galaktose müssen erst diese beiden Zucker in Dextrose umgewandelt werden, weil bei der Spaltung des Glykogens nur Dextrose entsteht. Auch aus Glycerin wird Glykogen gebildet.

Glykogenbildung ist auch beobachtet worden bei künstlicher Durchblutung der Leber mit Blut, dem die Glykogenbildner zugesetzt waren. In

solchen Versuchen ist auch Glykogenbildung aus Formaldehyd beobachtet worden.

Die Menge des in der Leber vorhandenen Glykogens ist abhängig vom Ernährungszustand und vom Stoffverbrauch. Nach längerem Hunger sowie nach angestrengter Muskeltätigkeit und starker Wärmeabgabe ist die Leber nahezu glykogenfrei. Nach reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten steigt der Glykogengehalt der Leber bis auf 18%.

Die glykogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelrot aus; die glykogenreiche Leber ist groß, ockerfarben. Die glykogenreiche Leber kann das dreifache Gewicht der glykogenarmen haben, was nicht allein durch einen größeren Glykogengehalt, sondern auch durch einen größeren Gehalt an Trockensubstanz überhaupt und vor allem an Wasser bedingt ist.

Das Glykogen ist in den Leberzellen in Schollen abgelagert. Wenn man die Leber in kleine Stücke zerschneidet und in kochendes, schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser einträgt, so löst sich ein großer Teil des Leberglykogens zu einer opaleszierenden Lösung, aus der es durch Alkohol gefällt werden kann.

Das Glykogen wird im Bedarfsfalle durch ein Ferment der Leberzellen wieder in Traubenzucker gespalten, der, an das Lebervenenblut abgegeben, mit dem Blute in die Gewebe gelangt. Der Zuckergehalt des Lebervenenblutes ist in diesem Falle größer als der des arteriellen und Pfortaderblutes.

Wie in der Leber werden auch in anderen Organen, besonders in den Muskeln, Kohlehydrate in Form von Glykogen aufgestapelt, um im Bedarfsfalle, z. B. bei Arbeitsleistung, verbraucht zu werden.

Ueberschüssige Kohlehydrate der Nahrung werden, soweit sie nicht gleich im Harn ausgeschieden werden (siehe S. 112), im Körper durch Reduktion und Synthese in Fett verwandelt und so abgelagert.

Bei der Zuckerharnruhr, dem **Diabetes mellitus,** ist die Zuckerbildung in der Leber gesteigert, die Glykogenanhäufung gestört, es kommt deshalb zu solcher Ueberladung des Blutes mit Zucker, daß er durch die Nieren ausgeschieden wird. Man unterscheidet zwei Formen von Diabetes, eine leichte, bei der nur nach Kohlehydrataufnahme Zucker im Harn auftritt, und eine schwere, bei der auch bei kohlehydratfreier Nahrung Zucker ausgeschieden wird.

Ob bei der schweren Form des Diabetes Zucker aus Fett oder aus Eiweiß gebildet wird, ist fraglich.

Bei der leichten Form des Diabetes und auch manchmal bei der schweren Form wird die Lävulose und das Inulin, d. i. die Polysaccharose der Lävulose, besser verwertet im Organismus, als die Dextrose.

Ueber die Ursache des Diabetes ist nichts Sicheres bekannt. Künstlich läßt sich Diabetes erzeugen

1. durch den sogenannten Zuckerstich (Piqûre), d. i. Verletzung

einer Stelle im verlängerten Mark am hinteren Ende der Rautengrube. Dies deutet darauf hin, daß die Zuckerbildung in der Leber vom Zentralnervensystem abhängig ist; nach Durchschneiden des Splanchnicus ist die Piqûre unwirksam;

2. durch Exstirpation des Pankreas (siehe Kapitel XII);

3. durch verschiedene Gifte: Phloridzin, Curare, Phosphor, Sublimat u. a.

Bei dem Diabetes nach Piqûre und nach Pankreasexstirpation ist die Leberfunktion gestört, der Zuckergehalt des Blutes vergrößert. Bei Phloridzindiabetes ist dagegen der Zuckergehalt des Blutes nicht gesteigert; hier scheint die Ursache des Diabetes darin zu liegen, daß durch Phloridzin die Nieren durchlässiger für Zucker gemacht sind.

Subkutane Injektion der Nahrungsstoffe.

Manche Nahrungsstoffe können im Haushalt des Körpers auch dann verwertet werden, wenn man sie in geeigneter Form mit Umgehung des Verdauungskanals direkt in die Gewebesäfte bringt. Das ist z. B. der Fall bei subkutaner Injektion von genuinem Serumeiweiß, von Fett und von Traubenzucker.

Außer den Verdauungsprodukten der Nahrungsstoffe werden auch Bestandteile der Verdauungssekrete im Darmkanal resorbiert, z. B. die gallensauren Salze, die, in die Leber gelangend, die Gallensekretion anregen, ferner Verdauungsfermente: Pepsin, Trypsin und Ptyalin werden, wenn resorbiert, im Harn wieder ausgeschieden.

Nicht nur die Magendarmschleimhaut, sondern auch andere Schleimhäute vermögen gelöste Substanzen zu resorbieren, letztere Resorption hat aber keine physiologische Bedeutung.

Anhang: **Resorption durch die Haut.**

Die unversehrte Haut ist für wäßrige Lösungen solcher Stoffe, die nicht zerstörend auf das Hautgewebe wirken, undurchlässig. Dies beruht auf dem **Hauttalg**; derselbe besteht hauptsächlich aus Cholesterinestern der Fettsäuren und aus wachsähnlichen Stoffen.

Der Hauttalg entsteht teils aus den Zerfallsprodukten der Epidermiszellen, teils wird er in den Talgdrüsen gebildet. Diese bestehen aus einem Drüsenkörper, der aus einer Anzahl von Säckchen gebildet ist. Die Zellen der Drüsensäckchen sind außen kubische, in lebhafter Teilung begriffene Zellen, innen große rundliche Zellen, die den Drüsensack ganz ausfüllen und die durch ihren Zerfall das Sekret bilden. Der Drüsengang mündet in den Haarfollikel.

Die Cholesterinester des Hauttalgs entstehen hauptsächlich aus den zerfallenen Epidermiszellen, die wachsähnlichen Substanzen in den Talgdrüsenzellen.

Durch den Hauttalg werden Haut und Haare auch geschmeidig gemacht.

Substanzen, welche in Flüssigkeiten gelöst sind, die den Hauttalg lösen oder extrahieren (Alkohol, Aether, Chloroform), können durch die Haut resorbiert werden.

Kapitel XI. **Harnsekretion.**

Bei der physiologischen Verbrennung in den Organen entstehen Verbrennungsprodukte, die ausgeschieden werden. Die Kohlensäure und zum Teil auch das Wasser werden gasförmig durch die Lungen ausgeschieden, die übrigen Verbrennungsprodukte kommen hauptsächlich im Harn zur Ausscheidung.

1. Zusammensetzung des Harns.

Der Harn, das Sekret der Nieren, ist beim Menschen eine gelb bis rotbraun gefärbte Flüssigkeit vom spez. Gewicht 1,017—1,040. Seine Gefrierpunktserniedrigung beträgt in der Norm $\Delta = 1{,}4—2{,}4°$. Seine Reaktion ist in der Regel sauer (durch saures Natriumphosphat), nur nach Aufnahme von viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzensauren Salzen, die im Körper zu kohlensauren Salzen verbrennen, neutral oder alkalisch. Er reagiert ferner alkalisch zur Zeit der regsten Magenverdauung, weil infolge der Salzsäurebildung im Magen die Alkalinität des Blutes zunimmt und der Alkaliüberschuß zu basischen Salzen im Harne führt.

Alkalisch reagiert auch Harn, in dem bei längerem Stehen Fäulnis eingetreten ist, wobei Harnstoff in Ammoniumkarbonat umgewandelt wird (alkalische Harngärung). Alkalisch reagierender Harn ist getrübt durch Niederschläge von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und harnsaurem Ammoniak.

Der frische saure Harn enthält ferner spärliche Mengen von Epithelien und Schleimkörperchen, die sich beim Stehen als leichte Wölkchen (Nubecula) absetzen.

Die täglich ausgeschiedene Harnmenge beträgt in der Regel etwa 1,5 Liter.

Der Harn enthält etwa 4 % Trockensubstanz, und zwar

a) **stickstoffhaltige Endprodukte** des Stoffwechsels:

Harnstoff (2,3 %; 30—35 g täglich),
Kreatinin (0,05 %; etwa 0,8 g täglich),
Harnsäure (0,05 %, etwa 0,8 g täglich, in Form saurer Alkalisalze),
Ammoniaksalze (0,04 %),
Purinbasen und Hippursäure in Spuren.

Vom Harnstickstoff entfallen 75—98 % auf Harnstoff.

Das Verhältnis des Harnstoff-Stickstoffs zum Gesamtstickstoff ist am größten bei eiweißreicher, kleiner bei fett- und kohlehydratreicher Kost, am kleinsten im Hunger.

Zur Darstellung des Harnstoffs aus Harn wird dieser stark eingedampft, mit Salpetersäure versetzt, wobei sich Kristalle von salpetersaurem Harnstoff abscheiden (siehe S. 31).

Die Harnsäure scheidet sich kristallinisch aus, wenn man Harn mit $^1/_{10}$ seines Volums konzentrierter Salzsäure versetzt in Kälte stehen läßt. Diese Ausscheidung findet in sehr konzentriertem und stark saurem Harn auch ohne Salzsäurezusatz statt (Sedimentum lateritium, siehe S. 33).

b) **Salze** (etwa 1,5 %), hauptsächlich Kochsalz (etwa 1 %), in geringeren Mengen Phosphate und Sulfate, Spuren von Oxalaten; unter den Basen außer Natron noch Kali, Magnesia, Kalk; ferner in Spuren Eisen.

Außer in den Sulfaten findet sich die Schwefelsäure des Harns als Aetherschwefelsäure mit Benzolderivaten verbunden vor, z. B. als:

Phenolschwefelsaures Kalium . . .	$C_6H_5 . O . SO_2 . OK$
Kresolschwefelsaures Kalium . . .	$C_7H_7 . O . SO_2 . OK$
Indoxylschwefelsaures Kalium oder Harnindican	$C_8H_6N . O . SO_2 . OK$
Skatoxylschwefelsaures Kalium . .	$C_9H_8N . O . SO_2 . OK$

Zum Nachweis des Indican wird Harn mit gleicher Menge konz. Salzsäure und sehr wenig Chlorkalklösung versetzt; es entsteht Indigo, der mit Chloroform ausgeschüttelt werden kann.

Die Benzolderivate, mit denen sich die Schwefelsäure paart, stammen aus dem Darm, wo sie bei der Eiweißfäulnis entstehen: Phenole, Indol und Skatol, welch letztere nach der Aufnahme in den Körper zu Indoxyl und Skatoxyl oxydiert werden. Bei der Eiweißfäulnis im Darm entstehen ferner aromatische Oxysäuren (Oxyphenylessigsäure, Oxyphenylpropionsäure), die in den Körper gelangen und durch den Harn ausgeschieden werden.

Phenole, Indoxyl und Skatoxyl kommen auch in geringen Mengen mit Glykuronsäure, $CHO—(CHOH)_4—COOH$, gepaart im Harn vor.

Schwefel kommt übrigens im normalen Harn zum Teil auch noch in nicht oxydierter Form in organischen Verbindungen zur Ausscheidung.

c) Harnfarbstoffe in geringen Mengen, darunter zuweilen Urobilin, das mit Hydrobilirubin identisch sein soll.

Schließlich finden sich im Harn Gase, hauptsächlich Kohlensäure, sowie Spuren von Stickstoff und Sauerstoff.

Außer den in der Norm durch die Nieren ausgeschiedenen Stoffwechselendprodukten kommen hier auch Stoffe zur Ausscheidung, die zwar normale Bestandteile des Organismus sind, aber aus irgend einem Grund in zu großer Menge im Blut angesammelt waren (z. B. viele Salze, Traubenzucker bei alimentärer Glykosurie), ferner Stoffe, die dem Körper fremdartig sind (z. B. manche Arzneistoffe oder deren Umwandlungsprodukte).

Pathologisch kommen im Harn vor: beim Diabetes: Traubenzucker, Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure; bei Nierenentzündungen: Eiweiß; bei Ikterus: Gallenfarbstoffe und -säuren; bei Hämaturie: Blutfarbstoff; bei abnormer Darmfäulnis: Cystin.

2. Bau der Niere.

Die Niere besteht aus der dunklen Rinde und dem helleren radiär gestreiften Mark, das mit einer Anzahl Malpighischer oder Markpyramiden in das Nierenbecken ragt.

Die Harnkanälchen sind in der Rinde gewundene (Tubuli contorti), in dem Mark gerade gestreckte (Tubuli recti) Drüsengänge. Jedes Harn-

kanälchen beginnt in der Rinde (R, Fig. 7) mit einer kugligen Auftreibung, dem Malpighischen Körperchen (g), und setzt sich fort in das gewundene

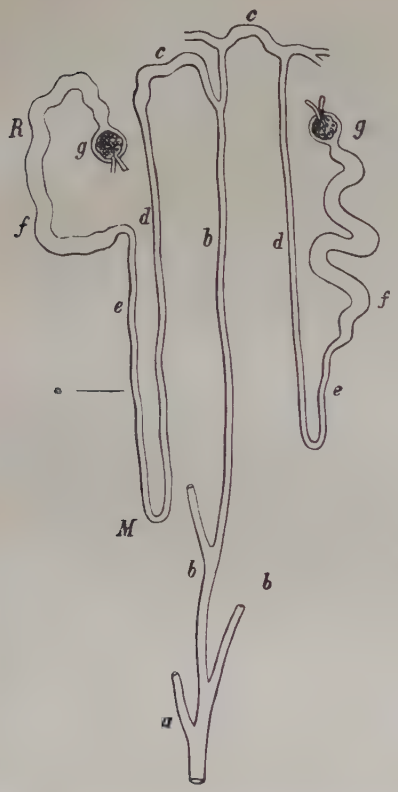


Fig. 7. Schema des Harnkanälchenverlaufes.

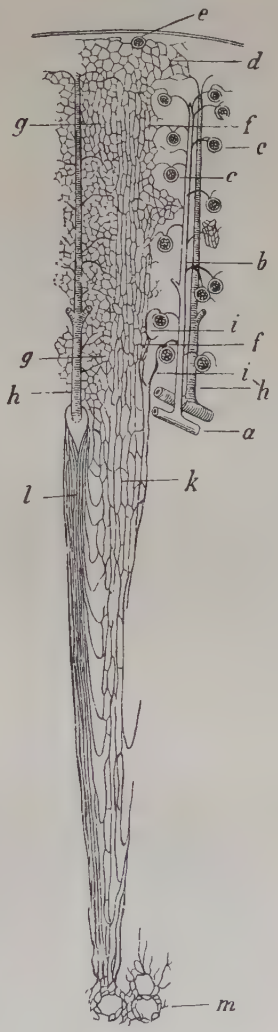


Fig. 8. Schema der Nierengefäße.

Harnkanälchen f. Dieses geht in einen gestreckten, im Mark M liegenden Teil über, der anfangs nach dem Nierenbecken zu (e) verläuft, dann umbiegt und so die Henlesche Schleife bildet. Der aufsteigende Schenkel der Schleife d geht in ein gewundenes Schaltstück (c) über, das wieder nach dem Nierenbecken zu umbiegt und in ein gerades Sammelröhrchen b sich fortsetzt. Die Sammelröhrchen vereinigen sich zu Röhren (a), die in den Markpyramidenspitzen in das Nierenbecken ausmünden. Die in der Rinde liegenden Teile der Henleschen Schleifen und Sammelröhrchen bilden die Markstrahlen.

Die Malpighischen Körperchen bestehen aus einem Gefäßknäuel, dem Glomerulus (g), der in das sackförmig erweiterte blinde Anfangsstück des Harnkanälchens, die Glomeruluskapsel, so eingestülpt ist, daß er von der

Kapsel fast ganz umfaßt wird. Das dem Gefäßknäuel anliegende Blatt der Glomeruluskapsel besteht aus einer zusammenhängenden vielkernigen Protoplasmaschicht. Das äußere Blatt besteht aus platten vieleckigen Zellen.

Das äußere Blatt der Glomeruluskapsel setzt sich in die Wand des gewundenen Kanälchens fort; diese besteht aus Zellen mit körnigem Protoplasma, das radiär (zum Drüsenlumen) gestreift ist und das an der dem Ausführungsgang zugewendeten Seite einen feinen Bürstensaum trägt. Die Henleschen Schleifen, die gewundenen Schaltstücke und die Sammelröhrchen sind mit mehr oder weniger hohen zylindrischen Epithelzellen ausgekleidet.

Die Harnkanälchen liegen im interstitiellen Bindegewebe, das auch die Gefäße trägt.

Die Zweige der Arteria renalis gehen vom Hilus bis zur Grenze zwischen Rinde und Mark vor (a, Fig. 8) und geben von hier aus Aeste ab, die radiär nach außen verlaufen (b) und Zweige entsenden, von denen jeder zu einem Glomerulus (c) geht. Der Arterienast endigt nach Abgabe der Glomeruluszweige schließlich in den Kapillaren der äußersten Rindenschicht (d).

Jeder Glomerulus entsteht dadurch, daß die zuführende Arterie (Vas afferens) sich in eine Anzahl von Gefäßschlingen teilt, die den Gefäßknäuel bilden und dann sich wieder zu einem arteriellen Gefäß, dem Vas efferens (i) vereinigen, welch letzteres aus dem Glomerulus austritt, und sich nun erst in Kapillaren auflöst. Das Kapillarnetz der Rinde bildet um die gewundenen Harnkanälchen runde (g), in den Markstrahlen gestreckte Maschen (f). In die Marksubstanz gehen teils aus den Vasa efferentia der tiefsten Glomeruli, teils direkt aus den Nierenarterienästen die Arteriolae rectae (k), die im Mark in gestreckte Kapillaren, an den Papillen (m) in ein rundmaschiges Kapillarnetz übergehen. Die Kapillaren der Rinde gehen über in radiär verlaufende Venen (h), in die auch die feinsten Venen des Marks (l) münden.

3. Mechanik der Nierensekretion.

A. Allgemeines über die Tätigkeit der Nieren:

a) Die im Harn ausgeschiedenen Substanzen werden größtenteils nicht erst in der Niere gebildet, sondern in anderen Organen; sie werden dann durch das Blut den Nieren zugeführt, um von diesen ausgeschieden zu werden.

An der Bildung der Harnsubstanzen beteiligt sich das Nierenparenchym freilich insofern, als in ihm sich auch Stoffwechselvorgänge vollziehen, die zur Bildung von stickstoffhaltigen Endprodukten führen. Auf Oxydationsprozesse in den Nieren weist die Tatsache hin, daß das Nierenvenenblut venöses Blut ist, und daß der ausgeschiedene Harn wärmer gefunden wird, als das arterielle Blut.

Manche Bestandteile des Harns werden aber auch erst vom Nierenparenchym gebildet, z. B. Hippursäure.

b) Da die Niere die Aufgabe hat, die Bestandteile des Harns aus dem Organismus zu entfernen, so ist zu erwarten, daß die Menge und die Zusammensetzung des Harns abhängt von der Zufuhr der auszuscheidenden Substanzen zur Niere. Dementsprechend ist die Harnsekretion tatsächlich um so größer:

α) je stärker der Blutstrom durch die Nieren ist;

Der Blutstrom in den Nieren ist um so stärker, je weiter die Nierengefäße sind. Zunahme der Weite der Nierengefäße muß sich in einer Zunahme des Nierenvolums bemerkbar machen. Es ist festgestellt worden, daß ein Parallelismus zwischen der Volumzunahme der Niere und der Zunahme der Harnsekretion besteht.

Da der Blutstrom um so stärker ist, je größer der Blutdruck, so ist die Harnsekretion auch abhängig vom Blutdruck in den Nierenarterien.

Die Harnsekretion nimmt ab, wenn z. B. nach Blutentziehung, nach Vagusreizung, nach Rückenmarksdurchschneidung der Blutdruck in den Nierenarterien sinkt, sie nimmt zu, wenn z. B. infolge von Reizung des Splanchnicus major oder durch Zubinden anderer Arterien der Druck in den Nierenarterien steigt.

Nach Reizung der vasokonstriktorischen Nierennerven allein tritt Verminderung, nach Durchschneidung dieser Nerven Vermehrung der Harnmenge auf. Dies hängt auch mit Blutdruckveränderungen zusammen: im ersteren Falle sinkt der Blutdruck in den Nierenglomeruli, weil der Zufluß zu ihnen durch die verengten Arterienstämme erschwert ist, im letzteren Falle steigt er dort an.

Erschwerung des Blutabflusses durch Kompression der Venen (venöse Stauung) in den Nieren bewirkt auch Abnahme der Harnsekretion, obwohl danach der arterielle Blutdruck in den Nierengefäßen steigen muß. Daß trotz dieser Drucksteigerung die Harnsekretion abnimmt, ist nicht befremdend, weil in diesem Falle der Blutstrom nicht beschleunigt, sondern im Gegenteil verzögert ist.

β) je größer der Gehalt des Blutes an harnfähigen Substanzen, vor allem Wasser, Kochsalz, Harnstoff ist.

Injiziert man solche oder noch andere Stoffe, z. B. Natronsalpeter, Glaubersalz, Traubenzucker ins Blut, so tritt vermehrte Harnsekretion ein. Die Wirkung dieser Injektion ist auch auf Beschleunigung des Blutstromes zurückzuführen, denn nach Injektion solcher Stoffe erfolgt eine lokale Erweiterung der Gefäße in den Nieren.

c) Die Nieren leisten bei der Sekretion Arbeit durch Bereitung eines Harns von höherer oder niederer Konzentration, als die des Blutes ist.

Die Größe dieser Arbeitsleistung läßt sich am besten beurteilen auf Grund der Angaben über den osmotischen Druck des Blutes und des Harns. Der osmotische Druck selbst ist zu berechnen aus der Gefrierpunktserniedrigung; er beträgt 12,2 Atmosphären für $\triangle = 1{,}0°$. Der osmotische Druck des Blutes beträgt rund 7 Atmosphären ($\triangle = 0{,}56°$), der des normalen Harns im Mittel etwa 24 Atmosphären ($\triangle = 2{,}0°$). Bei sehr konzentrierten Harnen kann er noch viel größer (40 Atmosphären und mehr) werden; umgekehrt kann nach reichlichem Wassertrinken ein Harn entleert werden, dessen osmotischer Druck nur etwa 2 Atmosphären ($\triangle = 0{,}16°$) beträgt, ohne daß die Konzentration des Serums sich dabei wesentlich ändert.

Durch Filtration allein würde ein Harn erzeugt werden können, dessen osmotischer Druck nicht größer, sondern nur gleich oder kleiner sein könnte, als der osmotische Druck der Blutflüssigkeit ist, und in letzterem Falle dürfte die osmotische Druckdifferenz nicht größer sein, als der die Filtration bewirkende arterielle Blutdruck, d. s. etwa 0,2 Atmosphären. Da aber die bei Sekretion eines wasserreichen Harns beobachtete osmotische Druckdifferenz um 4,8 Atmosphären größer ist als der arterielle Blutdruck, so folgt, daß die Abscheidung dieses Harns durch Arbeitsleistung der Zellen,

die dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenz entgegenwirkt, bedingt sein muß.

Noch mehr gilt dies für die Bildung eines konzentrierteren Harns, bei dem die arbeitenden Zellen auch noch dem arteriellen Blutdruck, der dem Ausgleich der osmotischen Druckdifferenzen in diesem Falle günstig ist, entgegenzuwirken haben.

Da die Richtung, in der die Zellen arbeiten, bei der Bildung des verdünnten Harns eine andere ist, als bei der des konzentrierteren, so muß es im Nierenepithel zweierlei verschiedene Apparate geben, die in Betracht kommen für die auf die Harnbildung zu verwendende Arbeit.

Auch die Sekretion eines Harns, dessen osmotischer Druck gleich dem des Blutes ist, erfordert übrigens Nierenarbeit, da die im Harn enthaltenen Stoffe im einzelnen andere Konzentration haben, als im Blute.

d) Ein Einfluß des Nervensystems auf die Nierensekretion — abgesehen von dem indirekten Einfluß vasomotorischer Nerven — hat sich bisher nicht feststellen lassen.

B. Bedeutung der einzelnen Abschnitte der Harnkanälchen für die Harnbildung.

Nach der jetzt am meisten vertretenen Anschauung findet statt:

a) In den Glomeruli: die Abscheidung der Hauptmenge des Harnwassers, sowie mancher der im Blutwasser gelösten Substanzen.

Dies muß schon geschlossen werden aus der anatomischen Tatsache, daß die Glomeruli das blinde Ende der Harnkanälchen bilden. Abscheidung von festen Stoffen ohne das diese Stoffe wegspülende Wasser würde hier sinnlos sein.

Ob der Vorgang im Glomerulus nur in einer Filtration besteht, in welchem Falle die Veränderung der Konzentration des Filtrates in den anderen Harnkanälchenabschnitten erfolgen müßte, oder ob das Glomerulusepithel aktiv an der Wasserabscheidung beteiligt ist, ist noch unentschieden.

Die Harnsekretion stockt mehrere Stunden ganz, wenn man die Blutzufuhr zur Niere durch Kompression der Nierenarterie auch nur für wenige Minuten unterbricht; dies ist so gedeutet worden, daß die kurz dauernde Ernährungsstörung für längere Zeit lähmend auf die sezernierenden Zellen wirkt. Indes läßt diese Beobachtung auch die Erklärung zu, daß die Durchlässigkeit des Filters durch die Ernährungsstörung verändert worden ist.

b) In den Zellen der gewundenen Harnkanälchen: die Abscheidung mancher der charakteristischen Harnbestandteile.

Für die Lehre, daß die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen an einer solchen Sekretion beteiligt sind, ist folgende Beobachtung angeführt worden: Indigschwefelsaures Natrium, ins Blut unter Einhaltung bestimmter Versuchsbedingungen eingespritzt, ist bei seinem Uebergang in den Harn nur im Innern der Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Kanälchen gesehen worden, nicht in den Zellen der Glomeruluskapsel. Freilich läßt diese Beobachtung auch den Schluß zu, daß der Farbstoff wohl schon im Glomerulus in noch nicht nachweisbarer Konzentration ausgeschieden und erst durch Resorption aus den Kanälchen in die Zellen der Tubuli contorti gelangt ist.

Auch nach Harnsäureinjektion in das Blut finden sich Harnsäure-

konkremente nur in den Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Harnkanälchen.

Die Abscheidung mancher der Harnsubstanzen, z. B. des Kochsalzes, des Harnstoffs, geht der Wasserabscheidung bis zu einem gewissen Grade parallel, die Ausscheidung anderer, wie z. B. der Phosphate, wird dagegen nicht von der Menge des Harnwassers beeinflußt. Vielleicht werden deshalb erstere wenigstens zu einem großen Teil schon mit dem Wasser in dem Glomerulus abgeschieden, während letztere erst durch besondere Abscheidungsorgane, wohl in den Tubuli contorti, an den Harn abgegeben werden.

Auch seine saure Reaktion erhält der Harn in den gewundenen Harnkanälchen.

In den Zellen der gewundenen Harnkanälchen finden sich Gebilde (Vacuolen oder Granula), denen die Aufgabe zugeschrieben wird, die zu sezernierenden Stoffe aus dem Blute an sich zu ziehen, durch die Zelle hindurch zu transportieren und an das Lumen der Harnkanälchen abzugeben.

c) In den Henleschen Schleifen: Veränderung der Konzentration des Harns durch Resorption von Wasser und anderen Substanzen, z. B. Kochsalz.

Gestützt wird diese Vermutung unter anderem auf die Beobachtung, daß nach operativer Entfernung des Nierenmarks beim Kaninchen von der so operierten Niere ein sehr wenig konzentrierter Harn abgeschieden wird.

Coffeïn soll hemmend auf diese Resorption wirken und dadurch die Harnsekretion steigern.

4. Harnentleerung.

Aus den Harnkanälchen wird der Harn durch nachrückendes Sekret in das Nierenbecken getrieben. Aus den Nierenbecken gelangt der Harn in die Ureteren und wird in die Harnblase übergetrieben durch rhythmische peristaltische Kontraktionen der Ureterenmuskeln, die am Nierenbecken beginnen und sich bis zur Blaseneinmündung fortsetzen.

Motorische und auch hemmende Nerven für die Ureterenmuskeln sollen im Splanchnicus verlaufen, jedoch erfolgen die Bewegungen der Ureteren auch noch nach Durchschneidung der zugehörigen Nerven.

Rückstauung des Harns aus der Blase in die Ureteren erfolgt nicht, weil durch den Druck in der Blase die Ureteren, welche die Blasenwand schief durchsetzen, verschlossen werden.

Die Harnblase ist gegen die Harnröhre verschlossen durch den Tonus des aus glatten Muskelfasern bestehenden Sphincter vesicae internus, dessen Wirkung unterstützt werden kann durch die willkürliche Kontraktion des quergestreiften äußeren Schließmuskels. Bei der Blasenentleerung erfolgt Nachlaß des Sphinktertonus und Kontraktion des die Blase verengernden Detrusor urinae. Der Detrusor, der aus meridional und circulär gerichteten Fasern besteht, hat einen wechselnden, von Reflexen abhängigen Tonus.

Die Nerven für die Muskeln der Blasenwand verlaufen teils durch die Lumbalwurzeln, den Sympathicus, das Ganglion mesentericum inferius und den Hypogastricus, teils durch die Sakralwurzeln direkt zum Plexus hypogastricus. Der äußere Schließmuskel wird vom Nervus pudendus innerviert.

Das Zentrum für die Blasenentleerung liegt im Lendenmark; die Blasenentleerung erfolgt reflektorisch nach Anfüllung der Blase, jedoch ist die Tätigkeit des Zentrums auch bis zu einem gewissen Grade vom Willen abhängig.

Nach Querdurchtrennung des Rückenmarks oberhalb des Zentrums stellt sich noch geregelte Harnsekretion ein, die aber unabhängig ist vom Willen. Nach Zerstörung des Zentrums ist die Harnentleerung sehr unvollkommen geregelt.

Stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels werden in geringen Mengen auch mit dem Schweiße ausgeschieden. Der Schweiß hat jedoch weit größere Bedeutung für die Temperaturregulation (siehe Kapitel XIV).

Kapitel XII. **Innere Sekretionen.**

Das Blut, das durch ein Organ strömt, ändert seine Zusammensetzung. In den Organen, in denen die physiologischen Verbrennungen stattfinden, z. B. in den Muskeln, gibt das Blut Brennmaterial und Sauerstoff ab und nimmt außer der Kohlensäure noch andere, vor allem stickstoffhaltige Verbrennungsprodukte auf. In den Drüsen verliert es die Substanzen, aus denen die Sekrete gebildet werden, in der Darmwand nimmt es die resorbierten Nahrungsstoffe auf, in der Leber und in dem Fettgewebe gibt das Blut entweder die aufzuspeichernden Kohlehydrate und Fette ab oder nimmt sie im Bedarfsfalle wieder auf.

Diese zu erwartenden Veränderungen des Blutes sind in manchen Fällen auch nachgewiesen worden. In den weitaus meisten Fällen sind sie aber nicht nachweisbar, weil die Menge der abgegebenen und aufgenommenen Stoffe im Vergleiche zu der Menge des durch das Organ strömenden Blutes so gering ist, daß sie innerhalb der Fehlergrenzen unserer Bestimmungsmethoden liegt.

Außer den erwähnten Veränderungen des Blutes, die uns aus den bekannten physiologischen Eigenschaften der Organe verständlich sind, gibt es noch andere, die aus den beschriebenen Stoffwechselvorgängen nicht verständlich werden und die daher noch besonders zu erörtern sind. Manchen Organen kommt nämlich noch die Wirkung zu, entweder Substanzen des Blutes, die dem Körper schädlich sind, in unschädliche zu verwandeln oder Substanzen zu

bilden und ans Blut abzugeben, die teils den Stoffwechsel beeinflussen, teils auf das Nervensystem oder die Muskulatur wirken. Man nennt diese Vorgänge „innere Sekretionen", da jene Organe ihre Produkte an das Blut abgeben.

Organe, denen innere Sekretionen zukommen, sind vor allem die Blutgefäßdrüsen (Schilddrüse, Thymus, Nebennieren).

Zu den Blutgefäßdrüsen im weitesten Sinne wird wohl auch die Milz gerechnet, deren Funktion aber nicht eigentlich in einer Sekretion, sondern in der Neubildung und Zerstörung von Blutkörperchen besteht (siehe S. 57).

I. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse enthält in einer bindegewebigen Grundlage zahlreiche völlig geschlossene Bläschen, Follikel, deren Wand von einer einschichtigen Lage kubischer Zellen gebildet wird, und die im Innern mit einer zähen Flüssigkeit erfüllt sind. Die Schilddrüse ist als echte Drüse, aber ohne Ausführungsgang anzusehen: die kubischen Zellen sind die sezernierenden Drüsenzellen, der colloidartige Inhalt der Follikel ist das Sekret. Der Inhalt der Follikel entleert sich in die Lymphräume, die sich zwischen den Follikeln befinden, und kann so in den Kreislauf gelangen.

Die Schilddrüse ist für das Leben unentbehrlich. Nach Exstirpation der Schilddrüse wegen Kropfes oder nach krankhaften Veränderungen der Schilddrüse treten schwere Krankheitserscheinungen auf, die zum Tode führen (Cachexia strumipriva).

Die Krankheitserscheinungen sind: geistige Verblödung, Krämpfe oder motorische und sensible Lähmungen, Herabsetzung des Stoffwechsels, Störungen der Temperaturregulation, Hemmung des Wachstums, ödematöse Schwellung des subkutanen Bindegewebes (Myxödem), Entartungen mancher Organe (Leber, Nieren) u. a.

Angeborenes Fehlen oder abnorme Entwicklung der Schilddrüse ist Ursache von Kretinismus.

Die schädliche Wirkung der Exstirpation oder Erkrankung bleibt aus, wenn man einen auch nur kleinen Teil der Drüse zurückläßt, oder wenn man die Schilddrüse in die Peritonealhöhle verpflanzt, oder wenn frische oder getrocknete Schilddrüse per os verabreicht wird.

Läßt man ein gesundes Individuum Schilddrüsenpräparate verzehren, so tritt vermehrte Wasserausscheidung durch den Harn und gesteigerte physiologische Verbrennung vor allem des Fettes ein, und infolgedessen kommt es zu Schwund des Körperfettes und Abnahme des Körpergewichtes.

Die Schilddrüse produziert demnach einen oder mehrere Stoffe, die zur normalen Entwicklung und zum normalen Verlauf der Lebensprozesse unentbehrlich sind, die aber in zu großen Mengen im Körper giftig wirken.

In der Schilddrüse findet sich eine jodhaltige Substanz, das **Jodothyrin**, welche gleichartige Wirkung hat wie Schilddrüsenpräparate. Da aber das Jodothyrin nicht so kräftig wirkt wie

Schilddrüsenpräparate, so dürfte es nicht die einzige wirksame Substanz sein.

Die **Thymusdrüse** hat wahrscheinlich ähnliche Funktionen, wie die Schilddrüse; sie ist beim Fötus und beim Kinde groß, wird aber vom 10. Lebensjahre ab kleiner und verschwindet schließlich.

II. Die Nebennieren.

Die Nebennieren bestehen aus einer äußeren helleren Schicht, der Rinde, und einer von dieser eingeschlossenen inneren dunkelroten Schicht, dem Mark. Die Zellen der Rinde enthalten fettähnliche Körnchen, die Zellen des Marks enthalten leicht färbbare Massen, aus denen die wirksame Substanz der Nebennieren entstehen soll. Sowohl in der Rinde wie in der Marksubstanz findet man zahlreiche marklose Nervenfasern und Ganglienzellen.

Die Nebennieren sind für das Leben unentbehrlich. Exstirpation der Nebennieren hat Erniedrigung des Blutdruckes und Muskelschwäche zur Folge, die zum Tode führt. Injektion von wäßrigem Nebennierenextrakt soll die Folgen der Exstirpation verzögern, aber nicht dauernd verhindern.

Im wäßrigen Extrakt des Nebennierenmarks ist eine Substanz, das **Adrenalin,** enthalten, dessen Injektion in die Gefäße vor allem den Tonus der Gefäßmuskeln hebt. Durch die Wirkung auf die Gefäßmuskeln werden die Arterien stark kontrahiert, der Blutdruck wird gesteigert. Der Angriffspunkt der Substanz liegt in der Gefäßwand. Auch auf den Herzmuskel wirkt sie direkt anregend; diese Wirkung wird aber oft durch gleichzeitige Erregung des Herzhemmungszentrums verdeckt. In größeren Mengen wirkt sie auf das Nervensystem lähmend.

Das Adrenalin bewirkt außerdem: Hemmung der Darmperistaltik, Pupillenerweiterung, Aufrichten der Haare.

Adrenalin ist Brenzkatechinoxäthylmethylamin:

$$(C_6H_3[OH]_2) . CHOH . CH_2 . NH(CH_3);$$

es wird in den Nebennieren gebildet, an das Blut abgegeben und wahrscheinlich in der Leber zerstört.

Das Extrakt der Nebennierenrinde enthält Cholin, welches ins Blut eingespritzt den Blutdruck herabsetzt und auch sonst dem Adrenalin antagonistisch wirkt.

Nach pathologischen Veränderungen der Nebennieren ist eine krankhafte Pigmentierung der Haut beobachtet worden, die man Bronzekrankheit, Morbus Addisonii, nennt; sie soll übrigens auch nach Exstirpation der Nebennieren vorkommen.

Zu den inneren Sekretionen ist auch die schon beschriebene Harnstoffbildung aus Ammoniaksalzen in der **Leber** zu rechnen (siehe S. 32), die den Zweck hat, das für den Körper giftige Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen.

Die Leber führt auch die mit dem Pfortaderblute aus dem Darm kommenden, für den Organismus schädlichen Produkte der Eiweißfäulnis, die Phenole, Skatol, Indol in die ungiftigen Aetherschwefelsäuren über,

die dann als Alkalisalze durch den Harn zur Ausscheidung gelangen. Ferner hält sie in den Darm zufällig eingeführte pflanzliche und tierische Gifte (Alkaloide) zurück, zerstört diese und bringt sie durch die Galle zur Ausscheidung, und schließlich lagert sie auch metallische Gifte (Arsen, Antimon, Blei) in sich ab, schützt so den Organismus vor deren schädlichen Wirkungen und bringt sie schließlich ebenfalls zur Ausscheidung.

Man kann mehrere Leberlappen entfernen, ohne daß irgend welche Störungen beobachtet werden. Die exstirpierten Lappen wachsen dann bald wieder nach.

Der nach Exstirpation des **Pankreas** auftretende Diabetes wird auf den Fortfall der inneren Sekretion eines zu der Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden Stoffes, des Antidiabetins, zurückgeführt. Dieser Diabetes tritt bei Fröschen auch auf, wenn das Pankreas nicht entfernt ist, sondern wenn nur die Verbindung zwischen Duodenum und Pankreas durchtrennt ist; durch diese Trennung scheinen Nerven durchschnitten zu werden, von denen die Bildung des Antidiabetins abhängt. Die Sekretion des Antidiabetins soll in den Zellen der Langerhansschen Inseln des Pankreas vor sich gehen. Injektionen von Pankreasextrakt oder Verfütterung von Pankreas hemmt den Diabetes nicht.

Exstirpation der **Hoden** (Kastration) bei Knaben hat Störungen der Pubertätsentwicklung zur Folge. Auch bei Erwachsenen führt Kastration oder Hodenatrophie zu nervösen Störungen. Da Injektion von Hodenextrakt eine anregende Wirkung auf den Organismus ausüben soll, so wird von manchen Autoren auch den Hoden eine, für die Pubertätsentwicklung wichtige, innere Sekretion zugeschrieben. Freilich ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Folgen der Kastration durch das Nervensystem vermittelt werden.

Exstirpation der **Ovarien** hat bei Mädchen Hemmung der Pubertätsentwicklung, bei Erwachsenen Entartung der Genitalien zur Folge. Wird die Operation im Beginne der Schwangerschaft ausgeführt, so soll dadurch die Weiterentwicklung der Schwangerschaft gehemmt werden. Diese Wirkung wird auf den Fortfall einer vom Corpus luteum ausgehenden inneren Sekretion zurückgeführt. Künstliche Einpflanzung von Ovarialsubstanz bei den operierten Tieren, z. B. unter die Haut, soll die Wirkung der Exstirpation aufheben.

Funktionen von ähnlicher Art, wie die der beschriebenen Organe, werden auch der Prostata, der Hypophyse, den Nieren zugeschrieben, doch sind die Angaben darüber noch unsicher.

Kapitel XIII. **Stoffwechselbilanz.**

Während bisher die Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben unseres Körpers beschrieben und ihre Bedeutung einzeln erörtert wurde, soll im folgenden eine Bilanz, d. h. eine vergleichende Zusammenstellung der Mengen sämtlicher Einnahmen und Ausgaben gegeben werden. Diese Bilanz gibt uns nicht nur Aufschluß über die Größe des Stoffumsatzes, sondern sie gestattet auch Schlüsse auf das Verhalten und die Verwertung der einzelnen Nahrungsstoffe

im Haushalte des Körpers. Es lassen sich dadurch die Bedingungen feststellen, unter welchen der Mensch am zweckmäßigsten, d. h. mit einem möglichst geringen Aufwand und mit den geeignetsten Mitteln ernährt und auf einen bestimmten gewünschten Ernährungszustand gebracht werden kann. Auf die Ergebnisse der Stoffwechselbilanz baut sich die praktische Ernährungslehre auf.

§ 1. Methodik der Stoffwechseluntersuchungen.

Zur Aufstellung der Stoffwechselbilanz ist es nötig, die Mengen sämtlicher Einnahmen und sämtlicher Ausgaben und das Körpergewicht zu kennen.

Die Einnahmen sind die Nahrung und der eingeatmete Sauerstoff.

Die Ausgaben sind enthalten in Harn, Kot, Schweiß, Ausatmungsluft; kleinere Mengen im Hauttalg, in den abgestoßenen verhornten Epithelien, Haaren und Nägeln, zeitweise in Menstruationsblut, Milch und Samen. Von diesen Ausgaben werden in der Regel nur die in Harn, Kot, Atmungsluft enthaltenen bei der Stoffwechselbilanz verwertet, weil die anderen wegen der Kleinheit ihres Betrages nicht berücksichtigt zu werden brauchen oder durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen werden können.

Das Ideal eines Stoffwechselversuches würde sein, jeden Bestandteil der Einnahmen und Ausgaben einzeln quantitativ zu bestimmen und das Resultat zur Feststellung der Stoffwechselbilanz zu verwerten. Dies stößt jedoch auf unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Es genügt aber auch, nur einzelne Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben oder gar nur einige Elemente derselben, speziell Kohlenstoff, Stickstoff und den eingeatmeten Sauerstoff, manchmal noch Schwefel und Phosphor ihrer Menge nach zu kennen, um wichtige Aufschlüsse über die Größe und die Art des Stoffumsatzes zu erhalten.

Der **Stickstoff,** sowohl der Einnahmen als auch der Ausgaben, wird meist direkt bestimmt nach der Kjeldahlschen Methode, bei der der Stickstoff der zu analysierenden Substanz durch Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure in Ammoniak übergeführt und als solches bestimmt wird.

Der **Kohlenstoff** in den Einnahmen sowie im Harn und Kot wird durch Elementaranalyse ermittelt. Dagegen wird der exspirierte Kohlenstoff aus der Menge der ausgeatmeten Kohlensäure berechnet.

Der eingeatmete **Sauerstoff** wird entweder direkt bestimmt, indem man die Sauerstoffabnahme der Respirationsluft ermittelt, oder er wird aus anderen Daten der Stoffwechselbilanz berechnet.

Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung durch die Atmung bezeichnet man als „respiratorischen Stoffwechsel".

Zur Ermittlung des respiratorischen Stoffwechsels bedient man sich des Pettenkofer-Voitschen, des Regnault-Reisetschen oder des Geppert-Zuntzschen Apparates.

Durch den ersten Apparat werden die gasförmigen Ausgaben des Körpers an Kohlensäure und Wasserdampf direkt bestimmt; hierzu atmet die Versuchsperson in einer luftdicht gebauten Kammer, durch die eine mittels Gasuhr gemessene Menge Luft von bekanntem Kohlensäure- und Wasserdampfgehalt geleitet wird. In der aus der Kammer ausströmenden Luft wird die Zunahme an Kohlensäure und Wasserdampf bestimmt, indem man einen genau abgemessenen Teil der Luft durch gewogene mit Schwefelsäure für das Wasser, mit Kalilauge oder Natronkalk für die Kohlensäure beschickte Absorptionsgefäße gehen läßt, in denen der Wasserdampf und die Kohlensäure zurückgehalten werden. Die Gewichtszunahme der Absorptionsgefäße entspricht der Menge des zurückgehaltenen Wasserdampfes resp. der Kohlensäure. Aus den erhaltenen Werten kann die vom Versuchsobjekt abgegebene Menge Kohlensäure und Wasserdampf berechnet werden.

Der eingeatmete Sauerstoff wird indirekt bestimmt auf Grund folgender Ueberlegung. Die Summe sämtlicher Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) und des Körpergewichts zu Beginn des Versuchs muß gleich sein der Summe sämtlicher Ausgaben und des Körpergewichts am Ende des Versuchs. Daraus folgt:

Sauerstoff = (Endgewicht + Ausgaben) — (Anfangsgewicht + Nahrung).

Für diese Berechnung hat man also außer den gasförmigen Ausgaben noch das Gewicht des Harns, Kotes und der Nahrung, sowie das Körpergewicht am Anfang und Ende des Versuchs zu bestimmen.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset bezweckt direkte Bestimmung des eingeatmeten Sauerstoffs. Er besteht aus einer luftdicht geschlossenen Kammer, in die von außen nur reiner Sauerstoff zutritt, während die gebildete Kohlensäure von Kalilauge absorbiert wird. Die dadurch entstandene Verminderung des Gasvolums innerhalb der Kammer veranlaßt die Aspiration neuer Mengen Sauerstoff. Der verbrauchte, in die Kammer eingetretene Sauerstoff kann dem Volumen nach bestimmt werden. Die Kalilauge enthält die ganze produzierte Menge Kohlensäure.

Während bei den vorstehenden beiden Methoden der Bestimmung des Gaswechsels auch die durch die Haut abgegebenen Mengen mitbestimmt werden, ist die Methode von Geppert und Zuntz nur auf die Ermittelung des Gaswechsels durch die Lungen beschränkt. Denn die Versuchsperson atmet nicht in einer geschlossenen Kammer, sondern bei geschlossener Nase durch ein Mundstück, das in Verbindung mit den sogen. Müllerschen Ventilen die leichte Trennung von Inspirations- und Exspirationsluft gestattet.

Auch bei dieser Methode wird der aufgenommene Sauerstoff wie die abgegebene Kohlensäure direkt bestimmt, indem auf gasanalytischem Wege Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt in abgemessenen Mengen der Inspirations- und Exspirationsluft festgestellt werden. Aus der gefundenen Differenz läßt sich dann, da die gesamte, während der Versuchsdauer ein- und ausgeatmete Luft durch eine Gasuhr gemessen wird, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen.

Gelegentlich ist es auch von Interesse, den Umsatz an Schwefel und Phosphor und an Salzen zu kennen. Schwefel und Phosphor werden in den Einnahmen und im Kot durch Oxydation in Schwefelsäure und Phosphorsäure übergeführt und in dieser Form bestimmt. Durch den Harn werden Schwefel und Phosphor größtenteils schon oxydiert als Schwefelsäure und Phosphorsäure ausgeschieden.

Die Salze werden in den Einnahmen und Ausgaben als Asche gewogen.

Das Wasser wird für gewöhnlich bei der Stoffwechselbilanz als solches in Rechnung gebracht.

Versuche über den Gesamtstoffwechsel müssen, sofern sie einen Wert für die Beurteilung des Stoffumsatzes im Körper haben sollen, sich über längere Zeitperioden erstrecken. Gewöhnlich werden die Ergebnisse solcher Versuche, sofern sie nicht schon an sich die Dauer von 24 Stunden haben, auf diese Zeit berechnet.

§ 2. Verwertung der Resultate der Stoffwechseluntersuchung.

Die Kohlenstoffbestimmung liefert die Grundlage zur Beurteilung des Verhaltens aller organischen Nahrungsstoffe im Körper. Besteht **Kohlenstoffgleichgewicht,** d. h. ist gerade so viel Kohlenstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so wird eine der aufgenommenen Menge organischer Substanz entsprechende Menge auch im Körper verbrannt. Wird mehr Kohlenstoff aufgenommen als ausgeschieden, so setzt der Körper organische Substanz an; wird dagegen mehr ausgeschieden als aufgenommen, so verliert der Körper von seinem Bestande an organischer Substanz.

Die Stickstoffbestimmung gibt Aufschluß über das Verhalten des Eiweiß im Körper, weil der in der Nahrung aufgenommene Stickstoff hauptsächlich im Eiweiß enthalten ist. Da den Eiweißstoffen im Mittel 16 % Stickstoff zukommt, so hat man die gefundene Stickstoffmenge mit 6,25 zu multiplizieren, um die betreffende Menge Eiweiß zu erhalten. Wird gerade so viel Stickstoff ausgeschieden wie aufgenommen, d. h. befindet sich der Körper im **Stickstoffgleichgewicht,** so wird alles aufgenommene Eiweiß zersetzt. Wird mehr Stickstoff aufgenommen als ausgeschieden, so erfolgt Eiweißansatz (Fleischmast). Gibt der Körper mehr Stickstoff ab, als er aufnimmt, so verliert er von seinem Eiweißbestand.

Im Eiweiß verhält sich die Menge des Stickstoffs zu der des Kohlenstoffs wie 1 : 3,2. Mit Hilfe dieser Zahl läßt sich aus den Ergebnissen der Stickstoffbestimmungen in Einnahmen und Aus-

gaben berechnen, wie viel von dem ein- und ausgeführten Kohlenstoff auf Eiweiß entfällt. Subtrahiert man den auf Eiweiß entfallenden Kohlenstoff von dem Gesamtkohlenstoff der Einnahmen oder Ausgaben, so erhält man den Teil des aufgenommenen oder ausgeschiedenen Kohlenstoffs, der auf die stickstofffreien Nahrungsstoffe, Fett und Kohlehydrate, kommt. Man kann so berechnen, wie viel stickstofffreie Nahrungsstoffe neben Eiweiß im Körper verbraucht werden, und ob Ansatz oder Verlust stickstofffreier Körpersubstanz stattfindet.

Bestimmungen des eingeatmeten **Sauerstoffs** sind für die Beurteilung der Stoffwechselvorgänge von besonderer Bedeutung, weil die Menge des eingeatmeten Sauerstoffs beim Warmblüter ein Maß für die Gesamtgröße der Verbrennung im Körper ist. Aus dem Sauerstoffverbrauch läßt sich nämlich auch berechnen, wie viel Wasserstoff neben Kohlenstoff im Körper oxydiert worden ist.

Bei Kaltblütern hat die Sauerstoffbestimmung weniger Wert, weil der eingeatmete Sauerstoff nicht gleich verbraucht, sondern für kürzere oder längere Zeit in sauerstoffreichen organischen Verbindungen aufgespeichert wird, denn Kaltblüter können sogar einige Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben. Warmblüter dagegen speichern keine erheblichen Mengen von Sauerstoff auf. Sie können die Sauerstoffzufuhr höchstens einige Minuten entbehren. Eine Ausnahme machen hierin nur die warmblütigen Winterschläfer, die während des Winterschlafes einen nicht unerheblichen Vorrat von Sauerstoff aufspeichern zu können scheinen.

Der **respiratorische Quotient,** d. i. das Volumverhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff, gibt an, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff zur Verbrennung des durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlenstoffs verbraucht wird und wie viel auf die Oxydation anderer Elemente, speziell des Wasserstoffs, entfällt.

Wird nur Kohlenstoff durch den Sauerstoff zu Kohlensäure oxydiert, so entsteht ein dem verbrauchten Volumen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle gleich 1. Wird neben Kohlenstoff aber auch Wasserstoff oxydiert, so ist bei gleichem Sauerstoffverbrauch das Volumen der entstandenen Kohlensäure umso kleiner, je mehr Sauerstoff zur Bildung von Wasser verbraucht wurde; der respiratorische Quotient wird kleiner als 1.

Der respiratorische Quotient würde bei der Verbrennung von Kohlehydraten allein **1**, von Eiweiß allein **0,8**, von Fett allein **0,7** betragen.

Die Kohlehydrate enthalten an sich schon so viel Sauerstoff, als zur Bindung ihres Wasserstoffs nötig ist; der eingeatmete Sauerstoff kann daher ganz zur Oxydation des Kohlenstoffs verwendet werden, 1 l verbrauchten Sauerstoffs liefert daher 1 l Kohlensäure. Eiweiß und Fett enthalten an sich noch nicht genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs; auf 1 l Sauerstoffverbrauch entfallen daher bei der Eiweißverbrennung nur 800 cm^3 Kohlensäure, bei der Fettverbrennung sogar nur 700 cm^3.

Demnach ist zu schließen, daß neben Eiweiß vor allem Kohlehydrate im Körper verbrannt wurden, wenn der beobachtete respiratorische Quotient nur wenig kleiner als 1 ist, daß aber neben Eiweiß vorwiegend Fett verbrannt wurde, wenn der beobachtete respiratorische Quotient nicht viel größer als 0,7 ist.

Es läßt sich sogar aus den angeführten Daten ganz genau berechnen, wie viel Fett und Kohlehydrat verbrannt sein muß. Zu dem Zwecke wird zunächst aus der Stickstoffzahl ausgerechnet, wie viel Eiweiß im Körper verbrannt worden ist. Man berechnet dann weiter

1. wie viel von dem Wasserstoff und Sauerstoff des verbrannten Eiweiß im Harnstoff und anderen stickstoffhaltigen Verbrennungsprodukten mit ausgeschieden ist.

2. wie viel Wasserstoff im verbrannten Eiweiß schon durch den Sauerstoff, der in diesem Eiweiß nach Abzug des auf Harnstoff u. s. w. entfallenden Teils noch vorhanden ist, gebunden wird.

Was nach Abzug dieser beiden berechneten Wasserstoffmengen von der ganzen Wasserstoffmenge des verbrannten Eiweiß noch übrig bleibt, muß durch einen Teil des eingeatmeten Sauerstoffs gebunden sein.

Subtrahiert man diesen Teil des eingeatmeten Sauerstoffs von dem nach Ausweis des respiratorischen Quotienten auf die Verbrennung des Wasserstoffs im ganzen entfallenden Teil, so bleibt diejenige Sauerstoffmenge übrig, die zur Verbrennung des Wasserstoffs im Fett verwendet worden ist. Daraus läßt sich die verbrannte Fettmenge selbst berechnen, und wenn man so die Menge des verbrannten Eiweiß und Fettes kennt, so lassen sich die entsprechenden Kohlenstoffzahlen benützen, um auch die Menge der verbrannten Kohlehydrate zu berechnen.

In dieser Art erhält man folgende, bei solchen Rechnungen zu verwertende Zahlen:

100 g Eiweiß erfordern zur vollständigen Verbrennung ihres nicht im Harnstoff u. s. w. ausgeschiedenen Wasserstoffs 24 g oder 17 l des eingeatmeten Sauerstoffs.

100 g Fett erfordern zur vollständigen Verbrennung ihres Wasserstoffs 88 g oder 62 l des eingeatmeten Sauerstoffs.

Der respiratorische Quotient kann auch größer als 1 werden, wenn ein größeres Volumen Kohlensäure ausgeschieden, als Sauerstoff aufgenommen wird. Das ist der Fall, wenn im Körper sauerstoffreiche Substanzen zu sauerstoffärmeren, z. B. Kohlehydrate zu Fetten, reduziert werden.

Der respiratorische Quotient kann aber auch kleiner sein als bei reiner Fettverbrennung, wenn der eingeführte Sauerstoff in Form sauerstoffreicherer Verbindungen aufgespeichert wird.

Die Bestimmungen des Schwefels und des Phosphors in Einnahmen und Ausgaben sind ebenfalls von Bedeutung für die Beurteilung des Eiweißstoffwechsels.

Die Wasserbilanz gibt nicht nur an, wie viel Wasser ein- und ausgeführt wurde, sondern auch wie viel Wasser bei der Verbrennung im Körper entstanden ist.

Für die durch den Kot ausgeschiedenen Stoffe muß hier noch

bemerkt werden, daß der Kot nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels, sondern auch unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile enthält. Die Menge der letzteren muß von der Menge der eingeführten Nahrung abgezogen werden, weil die nicht resorbierten Nahrungsstoffe nicht mit in die Berechnung der eigentlichen Stoffwechselgröße gezogen werden dürfen. Es ist jedoch noch nicht möglich, die Menge der im Kot enthaltenen und nicht resorbierten Nahrungsstoffe getrennt von der der Stoffwechselprodukte genau zu bestimmen. Man schätzt für den Menschen den durch den Kot in Form von Stoffwechselendprodukten täglich ausgeschiedenen Stickstoff auf 1 g. Diese Schätzung gründet sich auf Beobachtungen über die Größe der Kotausscheidung beim Hunger.

§ 3. Der Stoffwechsel unter verschiedenen Bedingungen.

Auf die Größe des Stoffumsatzes haben Einfluß:
1. Menge und Zusammensetzung der zugeführten Nahrung;
2. Leistungen und Wärmeabgabe des Organismus;
3. Körpergröße, Alter und Geschlecht.

I. Einfluß der Nahrung auf den Stoffwechsel.

A. Der Stoffwechsel beim Hunger.

Für das Verständnis der Stoffwechselvorgänge im Körper sind von großer Wichtigkeit die Ergebnisse der Stoffwechselversuche beim Hunger, d. h. wenn dem Körper gar keine Nahrung oder nur ein Teil der notwendigen Nahrungsstoffe zugeführt wird, und er mehr oder weniger auf Kosten seiner eigenen Leibessubstanz die Verbrennungsprozesse unterhalten muß.

Der Hunger kann sein ein vollständiger, wenn gar keine Nahrungsstoffe zugeführt werden, oder ein teilweiser, wenn die Zufuhr nur einzelner Nahrungsstoffe ausfällt, oder wenn zwar sämtliche notwendigen Nahrungsstoffe, jedoch in unzureichender Menge eingeführt werden.

a) **Absoluter Hunger.**

Wenn gar keine Nahrung eingeführt wird, gehen die Verbrennungsprozesse doch weiter vor sich, ihre Größe nimmt aber ab. Nach dem Sauerstoffverbrauch bemessen, sinkt die Verbrennungsgröße bis zum Eintritt des Hungertodes um etwa 20—25 %.

Die Abnahme der Verbrennungsgröße ist bedingt durch die Abnahme des Körpergewichtes. Auf 1 kg Körpergewicht berechnet nimmt die Ver-

brennungsgröße nicht nur fast gar nicht ab, sondern bei längerem Hunger sogar etwas zu.

Es verbrennen in diesem Falle die im Körper vorhandenen Brennmaterialien. Der Anteil der einzelnen Brennstoffe an der Verbrennung ist aber in den verschiedenen Perioden des Hungers ein verschiedener. In der ersten Periode des Hungers verbrennen vorwiegend Kohlehydrate und Eiweiß, in der zweiten vorwiegend Fett, in der dritten Eiweiß.

Dementsprechend nimmt der respiratorische Quotient in der ersten Periode ab, behält dann in der zweiten Periode konstant einen kleinen Wert bei, und steigt einige Tage vor Eintritt des Hungertodes wieder an.

Die Ausscheidung der stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels nimmt in der ersten Periode zuerst oft um etwas zu, dann ab, bleibt dann in der zweiten Periode konstant niedrig und steigt schließlich wieder in der letzten Periode unter Umständen sogar auf eine größere Zahl als vor dem Hunger. Der Anteil des Harnstoff-Stickstoffs am Gesamtstickstoff im Harn wird beim Hunger verringert.

Aehnlich wie die Stickstoffausscheidung verhält sich auch die Ausscheidung der beim Gewebezerfall gebildeten Salze (Sulfate und Phosphate), sowie des Wassers. Der nicht oxydierte Schwefel nimmt dabei relativ zu.

Die Kochsalzausscheidung dagegen nimmt nur ab und hört schließlich fast ganz auf.

Die Dauer jeder der drei Perioden des Hungers ist abhängig von dem Gehalt des Körpers an den einzelnen Brennmaterialien. Z. B. ist bei einem fettarmen Individuum die Dauer der zweiten Periode sehr abgekürzt.

Da der Eiweißverbrauch sowohl in der ersten, wie in der letzten Periode größer ist, als in der zweiten, so folgt, daß ein Teil des Körpereiweiß leichter, ein anderer schwerer verbrannt wird, als Fett.

Der Stoffverlust beim Hunger betrifft nicht alle Organe in demselben Maße. Hauptsächlich sind dabei das Fettgewebe, die Muskeln und die großen Unterleibsdrüsen, weniger das Herz und die Atemmuskulatur, am wenigsten das Gehirn beteiligt.

Mit dem Hunger muß demnach ein fortwährender Verlust an Körpergewicht einhergehen, der in den ersten Hungertagen am größten ist und der zu zwei Dritteln durch Wasserverlust, zu einem Drittel durch Verlust an Körpereiweiß und Fett bedingt ist; der Fettverlust kann dem Gewichte nach das Zwei- bis Vierfache des Eiweißverlustes betragen.

Der Eintritt des Todes ist abhängig von dem Ernährungszustande bei Beginn des Hungers; er erfolgt ungefähr dann, wenn mehr als die Hälfte des Körpergewichtes verloren gegangen ist.

Neben dem Stoffverlust bedingt der Hunger noch folgende Erscheinungen: die Herztätigkeit wird schwächer, die Zahl der Herzschläge ist vermindert. Es stellt sich allgemeine Schwäche und psychischer Depressionszustand ein. Die Körpertemperatur erleidet erst kurz vor Eintritt des Todes eine erhebliche Abnahme. Das bei der Darmfäulnis entstandene Indol und die aromatischen Oxysäuren verschwinden aus dem Harn, dagegen wird bis zum Eintritt des Todes Phenolschwefelsäure durch den Harn ausgeschieden.

b) **Partieller Hunger.**

1. Fehlen einzelner Nahrungsstoffe in der Nahrung.

α) Unentbehrlich sind Wasser, Salze und Eiweiß in der Nahrung. Fehlt einer dieser Stoffe in der Nahrung, so geht der Körper früher oder später zu Grunde.

Bei alleinigem Wasser- oder Salzhunger tritt der Hungertod sogar früher ein, als bei absolutem Hunger, offenbar weil ein gewisses Verhältnis von Wasser und Salzen zu den organischen Körperbestandteilen für die Erhaltung des Lebens nötig ist.

Bei alleinigem Eiweißhunger dagegen tritt der Hungertod später ein als beim absoluten Hunger, besonders wenn von organischen Nahrungsstoffen Fett, Kohlehydrat oder gar Leim in der Nahrung zugeführt werden.

Wasserhunger allein führt schließlich zu absolutem Hunger, weil die Aufnahme trockener Nahrung sehr bald verweigert wird.

Bei Salzhunger nimmt die Kochsalzausscheidung wie beim absoluten Hunger ab und hört schließlich fast ganz auf. Die Ausscheidung der beim Gewebezerfall entstehenden Salze geht dagegen fortgesetzt weiter, freilich in geringerem Maße als beim absoluten Hunger, weil ein Teil dieser Salze zusammen mit eingeführten organischen Nahrungsstoffen wieder zur Regeneration von Geweben benützt wird.

Bei alleinigem Eiweißhunger tritt der Hungertod später ein, weil durch die Verbrennung des Fetts und der Kohlehydrate der Nahrung der Zerfall des Körpereiweiß verzögert wird. Der Hungertod tritt dann ohne prämortale Steigerung der Stickstoffausscheidung ein. Zufuhr von Leim verzögert den Hungertod noch mehr, als alleinige Zufuhr stickstofffreier Nahrungsstoffe.

β) Mangel an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung bei genügender Eiweißzufuhr führt wenigstens bei Fleischfressern nicht zum Hungertode. Ein Hund kann durch Ernährung mit magerem Fleisch, das fast reine Eiweißnahrung ist, auf seinem Bestande erhalten werden. Die Ernährung des Menschen mit Eiweiß allein ist längere Zeit hindurch nicht durchführbar, weil er die hierzu nötige Fleischmenge nicht verdauen kann.

2. Werden alle nötigen Nahrungsstoffe in den Körper eingeführt, aber nicht in hinreichender Menge, so sind zwei Fälle zu unterscheiden:

α) Die Menge reicht absolut nicht aus; der Körper zehrt stetig von seinem eigenen Bestande weiter, dann muß schließlich auch der Hungertod eintreten, aber bedeutend später als beim absoluten Hunger.

β) Die Menge der eingeführten Nahrungsstoffe ist nur relativ unzureichend, um den zu Beginn des Hungers vorhandenen Bestand des Körpers zu erhalten. Es verliert in diesem Falle der Körper

so viel von seiner Substanz, bis die zugeführte Nahrung mit dem Verbrauche im Gleichgewichte ist. Dann bleibt der Körper auf dem erreichten Bestand. Der Körper magert in diesem Falle ab, geht aber nicht zu Grunde.

B. Stoffwechsel bei ausreichender Nahrungszufuhr.

Die Nahrungszufuhr veranlaßt eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels gegenüber dem Hunger. Indes verhält sich der tierische Organismus nicht etwa wie ein Ofen, der umsomehr Brennmaterial verbrennt, je mehr ihm zugeführt wird, denn er kann einen beträchtlichen Teil des zugeführten Brennmaterials in sich ablagern. Außerdem ist diese Stoffwechselsteigerung weniger abhängig von der absoluten Menge des zugeführten Brennmaterials, als von dessen Zusammensetzung.

Man nennt die stoffwechselsteigernde Wirkung, welche die Zufuhr eines Nahrungsstoffes hat, seine spezifisch dynamische Wirkung; dieselbe ist für Eiweiß sehr erheblich, für Fette und Kohlehydrate gering. Ob Fette und Kohlehydrate überhaupt eine spezifisch dynamische Wirkung im strengen Sinne haben, erscheint zweifelhaft, weil die durch ihre Zufuhr bewirkte Stoffwechselzunahme ganz durch die Verdauungsarbeit (siehe S. 135) bedingt zu sein scheint.

1. Einfluß des Eiweiß.

Der Einfluß des Eiweiß auf den Stoffwechsel läßt sich am besten untersuchen bei Fleischfressern, denen man außer Wasser und Salz nur noch Eiweiß in der Nahrung zuzuführen braucht.

Angenommen, ein möglichst fettarmer Hund werde zunächst mit so viel Eiweiß ernährt, als er umsetzt, es bestehe also Stickstoffgleichgewicht. Wird bei diesem von einem bestimmten Termine ab mehr Eiweiß in der Nahrung eingegeben, so wird der weitaus größere Teil des mehr zugeführten Eiweiß verbrannt, nur ein kleiner Teil im Körper als Fleisch angesetzt.

Vermehrte Eiweißzufuhr steigert mithin den Eiweißumsatz und auch die gesamte Verbrennungsgröße über das Bedürfnis hinaus.

Eiweiß hat also eine erhebliche spezifisch dynamische Wirkung.

Dieser gesteigerte Eiweißumsatz ist als „Luxuskonsumtion“ aufgefaßt worden, dürfte aber doch nicht unzweckmäßig sein, weil dadurch die Leistungsfähigkeit des Körpers erhöht wird.

Durch den gleichzeitig stattfindenden, wenn auch geringen Fleischansatz wird aber auch das Eiweißbedürfnis gesteigert, weil dieses abhängig ist von dem Fleischbestande des Körpers. Nach dauernder Eingabe der überreichlichen Eiweißmenge nimmt deshalb das Eiweißbedürfnis des Körpers allmählich zu, so weit, bis es wieder

dem zugeführten Eiweiß entspricht; dann besteht wieder Stickstoffgleichgewicht.

Die Möglichkeit eines derartigen Fleischansatzes ist allerdings eine beschränkte, weil sehr große Eiweißmengen von den Verdauungsorganen nicht mehr bewältigt werden können.

Wird bei einem Hunde, der sich bei ausschließlicher Eiweißzufuhr zunächst im Stickstoffgleichgewicht befindet, von einem bestimmten Termine ab weniger Eiweiß in der Nahrung eingeführt, so verliert der Körper von seinem Fleischbestande, bis dieser eine solche Größe erreicht hat, daß das zugeführte Eiweiß dem Eiweißbedürfnisse des Fleischbestandes wieder entspricht, und wieder Stickstoffgleichgewicht hergestellt ist.

Von einer unteren Grenze der Eiweißzufuhr ab stellt sich das Stickstoffgleichgewicht freilich nicht mehr her, es zersetzt der Körper fortwährend mehr Eiweiß, als ihm zugeführt wird, und die Folge davon ist der Hungertod. Die kleinste Menge Eiweiß, mit der sich das Tier bei reiner Eiweißnahrung noch auf Stickstoffgleichgewicht setzen kann, ist aber nicht etwa gleich der im absoluten Hunger zersetzten Eiweißmenge, sondern etwa $2^1/_2$mal so groß.

Innerhalb gewisser Grenzen kann sich der Körper also mit beliebig großen Mengen eingeführten Eiweiß auf Stickstoffgleichgewicht stellen.

2. Einfluß des **Fettes** und der **Kohlehydrate.**

Ist ein Mensch mit gemischter Nahrung (Eiweiß, Fett, Kohlehydrate, Wasser und Salze) auf Stoffwechselgleichgewicht gesetzt, und wird dann die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe (Fett und Kohlehydrate) vergrößert, so wird dadurch der Umsatz der stickstofffreien Substanzen gesteigert, aber der Eiweißumsatz dafür annähernd entsprechend den Gesetzen der Isodynamie (siehe S. 71) eingeschränkt, so daß in Wirklichkeit, abgesehen von der geringen Steigerung durch die vermehrte Verdauungsarbeit (siehe S. 135), keine allgemeine Steigerung der Verbrennungsgröße resultiert. Fett und Kohlehydrate wirken also eiweißsparend, das ersparte Eiweiß wird als Fleisch im Körper angesetzt. Besteht alsdann noch ein Ueberschuß an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung, so wird dieser im Körper ganz, und zwar vorwiegend als Fett, abgelagert.

Die Kohlehydrate werden leichter verbrannt als die Fette, und wirken deshalb viel stärker eiweißsparend. Auch der Leim wirkt eiweißsparend, nur in noch viel höherem Grade als sogar die Kohlehydrate. Es kann durch Leim bis zu 30 % Eiweiß erspart werden, durch Kohlehydrate nur bis etwa 15 %, durch Fett noch weniger.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr gesteigert, so wird, ähnlich wie bei reiner Eiweißnahrung, das Mehr

an zugeführtem Eiweiß zum Teil angesetzt, zum Teil verbrannt. Auch bei gemischter Kost wird demnach durch vermehrte Eiweißzufuhr Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt, jedoch wird durch die Mehrverbrennung des Eiweiß die Fett- und Kohlehydratverbrennung etwas eingeschränkt, so daß es zum Fettansatz kommt. Anderseits wirken Fett und Kohlehydrate auch hier insofern eiweißsparend, als ein relativ größerer Teil des Eiweiß angesetzt, ein geringerer Teil verbrannt wird, als bei reiner Eiweißnahrung.

Im allgemeinen neigt der Körper dazu, bei der Verbrennung das Eiweiß den Kohlehydraten und Fetten vorzuziehen, wenn alle drei Stoffe in überreichlichen Mengen eingeführt werden.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweißzufuhr vermindert, so muß dementsprechend mehr Fett oder Kohlehydrat eingegeben werden, damit der Körper nichts von seinem Bestand verliert. Das Minimum der Eiweißzufuhr bei gemischter Kost oder das unentbehrliche Eiweiß (siehe S. 71) beträgt für den Menschen nicht mehr als etwa 70 g täglich.

Man hat sogar beobachtet, daß kurze Zeit hindurch bloß 40 g Eiweiß genügen.

Dabei verhalten sich die das Eiweiß ersetzenden Nahrungsstoffe verschieden: am günstigsten ist Leim, weniger günstig die Kohlehydrate, am ungünstigsten Fett. Für Fett kommt hierbei noch in Betracht, daß übermäßige Zufuhr desselben sogar Steigerung des Eiweißumsatzes bewirkt.

Der Körper kann demnach zwar durch verschiedene Mischungsverhältnisse der Nahrungsstoffe auf seinem Stoffbestand erhalten werden, aber die zweckmäßigste Art der Mischung oder **das rationelle Kostmaß** ist für den erwachsenen ruhenden Mann 100 g Eiweiß, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrate.

Zu diesen Zahlen ist man gekommen durch Untersuchung der Stoffwechselgröße bei verschiedenen Menschen. Dabei hat sich noch als bemerkenswert herausgestellt, daß die Zahlen bei Menschen mit verschiedener Beschäftigung und an verschiedenen Orten keine großen Verschiedenheiten aufweisen.

Hinsichtlich der dem Körper gelieferten Energiemenge (siehe auch S. 139) verhält sich im rationellen Kostmaß das Eiweiß zu den stickstofffreien Nahrungsstoffen wie 1 : 5,5.

Wird durch die Ernährung nicht nur eine Erhaltung des Stoffbestandes im Körper bezweckt, sondern soll der Körper durch Fleisch- oder Fettansatz auf einen höheren Stoffbestand gebracht werden, so müssen entsprechend mehr Nahrungsstoffe gereicht werden. Auch hierbei ist es durchaus nicht gleichgültig, welcher der Nahrungsstoffe in seiner Zufuhr gesteigert wird, um entweder Fleischmast oder Fettmast zu erzielen.

Fleischmast kann nur erzielt werden durch erhebliche Eiweißzufuhr, denn aus Fett und Kohlehydraten wird kein Fleisch gebildet. Bei vorwiegender Eiweißnahrung kann beim Menschen aber nur ein geringer Fleischansatz durch die Steigerung der Eiweißzufuhr erzielt werden. Am günstigsten für den Fleischansatz sind mittlere Gaben Eiweiß neben reichlichen Mengen Fett und Kohlehydraten. Für beträchtlichen Eiweißansatz sind aber noch andere Bedingungen als die Art der Nahrungszufuhr maßgebend; so wird der Fleischansatz (Zunahme des Muskelgewebes) vor allem begünstigt durch zweckmäßige Muskelübung (Training).

Fettmast. Das im Körper abgelagerte Fett entstammt:

a) Dem Nahrungsfett.

Wird ein in seiner Zusammensetzung dem Körper fremdes Fett, z. B. Rüböl mit Erucasäure, in der Nahrung zugeführt, so findet man danach dieses Fett im Körper abgelagert.

b) Den im Ueberschuß eingeführten Kohlehydraten, aus denen Fett durch Reduktion und Synthese gebildet werden kann.

Bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten erfolgt nämlich neben Glykogenansatz auch Ansatz von Körperfett.

Dementsprechend kann dann der respiratorische Quotient größer als 1 werden, denn aus den im Körper reduzierten und in Fett umgewandelten Kohlehydraten wird Sauerstoff frei, der neben dem eingeatmeten Sauerstoff zur Kohlensäurebildung verwendet werden kann.

Diese Umwandlung ist zweckmäßig, weil das so abgelagerte Reservematerial bei möglichst geringem Gewicht doch großen Energiegehalt (siehe S. 139) hat.

Daß auch aus Eiweiß Fett im Körper gebildet wird, erscheint möglich.

Um Fettmast zu erzielen, ist die Zufuhr reichlicher Mengen von Fett und Kohlehydraten neben mittleren Gaben Eiweiß am günstigsten. Für die Fettmast ist auch Körperruhe günstig.

3. Einfluß des **Wassers** und der **Salze.**

Die Steigerung der Trinkwasserzufuhr bewirkt eine allerdings kleine Zunahme der Stoffwechselgröße; außerdem nimmt am ersten Tage die Stickstoffausfuhr infolge besserer Ausspülung der stickstoffhaltigen Endprodukte aus dem Körper beträchtlich zu.

Reichliche Wasserzufuhr soll für Fettmast günstig sein.

Durch vermehrte Salzzufuhr scheint keine Veränderung der Stoffwechselgröße bewirkt zu werden, falls nicht durch das Uebermaß an Salzen den Geweben Wasser entzogen und dadurch der Stoffwechsel gesteigert wird (siehe S. 129).

4. Einfluß der **Genußmittel.**

Zufuhr von Alkohol ändert die Stoffwechselgröße nicht. Der

Alkohol wird im Körper gerade so wie die anderen stickstofffreien Nahrungsstoffe, und zwar schon kurze Zeit nach seiner Einfuhr, vollständig verbrannt und kann deshalb Kohlehydrate und Fett in der Nahrung vertreten. Da aber der Alkohol ein stark wirkendes Nervengift ist, so ist er kein wertvolles Brennmaterial.

Ueber die Wirkung anderer Genußmittel auf den Stoffwechsel sind die Angaben widersprechend.

5. Einfluß des **Sauerstoffs.**

Willkürliche Verstärkung oder Abschwächung der Atemtätigkeit hat gar keinen Einfluß auf den Stoffwechsel, soweit nicht durch verminderte oder vermehrte Ventilation die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung für wenige Atemzüge etwas verändert wird, und nicht die veränderte Tätigkeit der Atemmuskulatur allein die Verbrennungsgröße beeinflußt.

Verminderung des Hämoglobingehaltes des Blutes durch Blutentziehung bis auf die Hälfte bewirkt auch keine Veränderung der Stoffwechselgröße, weil in diesem Falle immer noch durch vermehrte Atem- und Herztätigkeit und bessere Ausnützung des Oxyhämoglobins der Sauerstoffbedarf des Körpers vollständig gedeckt wird.

Tritt aber wirklich Mangel an Sauerstoff ein, z. B. bei anhaltender Atemnot, bei erheblicher Verminderung des Luftdruckes oder bei übermäßigem Sauerstoffverbrauch durch Arbeitsleistung, so nimmt die Stoffwechselgröße nicht etwa ab, sondern im Gegenteil zu. Namentlich kommt es zu einer beträchtlichen Steigerung des Eiweißzerfalls. Die Verbrennung ist in dem Falle eine unvollständige, was sich darin äußert, daß erhebliche Mengen von Milchsäure durch den Harn ausgeschieden werden (siehe S. 30).

Aufenthalt im Hochgebirge steigert die Verbrennungsgröße des Körpers, hat zugleich aber einen günstigen Einfluß auf den Eiweißansatz.

II. Einfluß der Leistungen und der Wärmeabgabe auf den Stoffwechsel.

1. Einfluß der **Muskelarbeit.**

Bei der Arbeit nimmt der respiratorische Stoffwechsel, mithin die gesamte Verbrennungsgröße zu. Es können dabei die Verbrennungsprozesse auf etwa das Fünffache ihres Betrages in der Ruhe gesteigert werden. Der respiratorische Quotient zeigt bei mäßiger Arbeit keine Veränderung gegenüber dem der Ruhe. Bei angestrengter Arbeit dagegen kann die Kohlensäureausscheidung stärker steigen

als die Sauerstoffaufnahme, so daß dann der respiratorische Quotient größer wird.

Die Stickstoffausscheidung wird meist durch mäßige Arbeit nicht gesteigert; die Arbeit beruht demnach meist auf Mehrverbrennung von stickstofffreier Substanz, Kohlehydraten oder Fett. Manchmal findet sich jedoch auch Steigerung der Stickstoffausfuhr bei Arbeit, und das ist immer der Fall bei ausschließlicher oder vorwiegender Eiweißnahrung. Bei sehr angestrengter Arbeit kann es aber auch trotz reichlicher Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zu einer Steigerung des Eiweißverbrauches kommen.

Bei der Arbeit muß die Menge der zugeführten Nahrung, um den Körper auf seinem Stoffbestande zu erhalten, größer sein als in der Ruhe. Das hiefür berechnete rationelle Kostmaß beträgt 130 g Eiweiß, 100 g Fett, 500 g Kohlehydrate.

In diesem Kostmaß wird auch eine größere Menge Eiweiß gefordert, weil der Arbeiter eine stärker entwickelte Muskulatur, d. h. einen größeren Eiweißbestand, mithin auch ein größeres Eiweißbedürfnis hat als der wenig oder nicht Arbeitende. Zudem bezweckt die richtige Ernährung eines Arbeiters nicht nur, ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, sondern, da die Leistungsfähigkeit wächst mit der Muskelmasse, diese durch Fleischmast zu vermehren.

2. Einfluß der **Verdauungsarbeit.**

Unter Verdauungsarbeit versteht man die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen, die Bewegungen des Verdauungsschlauches und die Tätigkeit der Darmepithelien bei der Resorption.

Die Verdauungsarbeit bedingt eine beträchtliche Zunahme des Stoffwechsels, hauptsächlich der Eiweißverbrennung; während der Verdauung ist die Stickstoffausscheidung im Harn gesteigert.

Diese Steigerung der Stickstoffausscheidung beruht nicht etwa nur auf einer Mehrverbrennung des verdauten und resorbierten Nahrungseiweiß, denn sie macht sich auch bemerkbar bei der Sekretion von „Appetitsaft“ (siehe S. 82), ohne daß Nahrung in den Magen und Darm gelangt.

Die Zunahme des Stoffwechsels bei Einfuhr von Fett und Kohlehydraten wird sogar ganz der Verdauungsarbeit zugeschrieben.

3. Einfluß der **Wärmeabgabe** und der **Körpertemperatur.**

Um die Körpertemperatur konstant zu erhalten, muß die Wärmeproduktion gleich der Wärmeabgabe gemacht werden (siehe Kapitel XIV). Deshalb nimmt die Stoffwechselgröße bei gesteigerter Wärmeabgabe (niedriger Außentemperatur) zu, bei verminderter Wärmeabgabe (hoher Außentemperatur) ab. Diese Stoffwechseländerung betrifft vorzugsweise die Fett- und Kohlehydratverbrennung. Die Zunahme der Stoffwechselgröße bei vermehrter Wärmeabgabe

beruht auf reflektorischer Steigerung der Verbrennungen in den Muskeln, die sich sogar in Muskelkontraktionen (Muskelzittern) äußert.

Die Fähigkeit des menschlichen Körpers, großen Schwankungen der Außentemperatur sich anzupassen, ist freilich eine begrenzte. Bei sehr niedriger Temperatur kann der Wärmeverlust größer werden als die Wärmebildung. Dadurch kommt es zu einem Sinken der Körpertemperatur. Je tiefer die Körpertemperatur sinkt, umso träger verläuft aber der ganze Lebensprozeß, umso weniger Wärme wird dann gebildet, bis zuletzt die Verbrennungsprozesse überhaupt aufhören und der Erfrierungstod eintritt. Ist die Außentemperatur so groß, daß der Körper mehr Wärme bildet, als er abgeben kann, dann steigt die Körpertemperatur. Die Folge davon ist aber eine Steigerung der Intensität der Lebensprozesse, mithin auch der Wärmebildung, und es kommt zuletzt zu einer Ueberhitzung des Körpers, die ebenfalls zum Tode führt. Bei dieser Stoffwechselsteigerung ist auch der Eiweißverbrauch beträchtlich gesteigert.

Innerhalb der Grenzen des Anpassungsvermögens hat demnach niedrige Außentemperatur Steigen des Stoffwechsels, hohe Außentemperatur Sinken des Stoffwechsels zur Folge. Außerhalb dieser Grenzen ist aber gerade das Umgekehrte der Fall: bei niedriger Temperatur Herabsetzung, bei höherer Temperatur Zunahme des Stoffumsatzes. Im letzteren Falle verhält sich der Mensch gerade so wie die Kaltblüter, bei denen die Größe des Stoffumsatzes mit der Außentemperatur steigt oder fällt.

Uebrigens kommen für die Temperaturregulation des Menschen außer der reflektorischen Veränderung der Stoffwechselgröße noch in viel höherem Maße andere zur Regulation der Wärmeabgabe dienende Vorgänge in Betracht (siehe S. 142).

4. Einfluß der **Sinneserregungen** und der **Geistestätigkeit.** Hautreize, starke Lichteindrücke steigern Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme.

Im Schlafe ist der respiratorische Stoffumsatz beträchtlich herabgesetzt wegen der Muskelruhe und des Fortfalles der Sinneserregungen. Der Eiweißumsatz wird durch den Schlaf nicht beeinflußt.

Ein Einfluß der geistigen Arbeit auf den Stoffwechsel konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden.

III. Einfluß der Körpergröße, des Alters und des Geschlechts auf den Stoffwechsel.

Kleine Individuen haben zwar einen absolut kleineren, auf die Gewichtseinheit berechnet dagegen größeren Stoffverbrauch als größere, weil die wärmeabgebende Oberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Gesamtmasse des Körpers bei kleinen Individuen größer ist als bei großen, die ersteren also relativ mehr Wärme produzieren müssen, um eine konstante Körpertemperatur zu erhalten, als die letzteren (siehe S. 142).

Deshalb ist der Stoffwechsel auch beim Kinde relativ größer, absolut dagegen kleiner, als beim Erwachsenen (siehe auch S. 72). Im Greisenalter ist der Stoffwechsel kleiner als im mittleren Lebensalter.

Wegen der verschiedenen Körpergröße ist auch der Stoffumsatz beim Weibe absolut kleiner als beim Mann. Das für das Weib aufgestellte Kostmaß ist kleiner als für den Mann. Es werden für die erwachsene, ruhende Frau verlangt: 90 g Eiweiß, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrate. Hiervon abgesehen, hat sich ein Einfluß des Geschlechtes auf die Stoffwechselgröße nicht nachweisen lassen.

2. Teil. Umsatz und Auslösung der Energie.

Die chemische Energie der organischen Körpersubstanzen wird bei der physiologischen Verbrennung in kinetische Energie, Wärme und Bewegung umgesetzt.

Dieser Energieumsatz kann gesteigert werden durch Reize, die auf die lebendige Substanz wirken. Die Reize haben ihren Ursprung entweder im Körper selbst und dienen der Regelung der Beziehungen der einzelnen Organe zueinander, oder sie entstammen der Außenwelt und vermitteln durch ihre erregende Wirkung die Beziehungen des Körpers zu seiner Umgebung. Zur Aufnahme der Reize besitzt der Körper besondere Organe, die Sinnesorgane. Die Erregung wird von den Sinnesorganen durch einen besonderen Reizleitungsapparat, das Nervensystem, den Gebilden zugeleitet, in denen der Energieumsatz statt hat, das sind hauptsächlich die Muskeln.

Die Lehre vom Energieumsatz und der Auslösung der Energie umfaßt demnach folgende Kapitel:

1. Tierische Wärme.
2. Bewegung (Muskelkontraktion).
3. Funktionen des Nervensystems.
4. Funktionen der Sinnesorgane.

Kapitel XIV. Tierische Wärme.

1. Wärmeproduktion.

Die im tierischen Körper gebildete Wärme entstammt der chemischen Energie der brennbaren Nahrungsstoffe. Es wird im ruhenden Körper, wenn keine Energie für äußere Arbeit verbraucht wird, so viel Wärme gebildet, als der bei den Verbrennungsprozessen frei gewordenen chemischen Energie entspricht. Das Gesetz der Erhaltung der Energie gilt also auch für den Energieumsatz des lebendigen Körpers.

Dem Körper kann übrigens Wärme auch zugeführt werden durch Aufnahme von Speisen und Getränken, die wärmer sind als der Körper. Diese Wärmezufuhr ist aber nur von geringem Betrage und kommt überdies nicht regelmäßig vor.

Im arbeitenden Körper ist die ganze umgesetzte Energie gleich der Summe der gebildeten Wärme und der geleisteten äußeren Arbeit.

Die Arbeit des Herzens, der Eingeweidemuskeln, des Atemapparates wird dabei nicht als „äußere" Arbeit in Rechnung gezogen, weil sie im Körper in Wärme übergeführt wird.

Das Maß der Wärme ist die Kilogrammkalorie, d. i. die Wärmemenge, durch die 1 kg Wasser von 0^0 auf 1^0 C. erwärmt wird. Das Maß der Arbeit ist das Kilogrammeter, d. i. die Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 kg 1 m hoch gehoben wird. 1 kg-Kal. ist an Energiemenge gleich 426 Kilogrammeter.

Die chemische Energie einer brennbaren Substanz wird angegeben durch ihre Verbrennungswärme, d. i. die Wärme, die bei vollständiger Verbrennung der Substanz frei wird. Es beträgt z. B. die Verbrennungswärme von 1 g

Wasserstoff . .	34,0 kg-Kal.	Zucker	3,7 kg-Kal.
Kohlenstoff . .	8,0 „	Stärke	4,5 „
Fett	9,3 „	Eiweiß	5,5 „

Eiweiß verbrennt im Körper nicht vollständig, denn die aus ihm gebildeten stickstoffhaltigen Verbrennungsprodukte sind noch brennbar. Zieht man die Verbrennungswärme derselben von der des Eiweiß ab, so bleiben für 1 g Eiweiß noch etwa 4,1 kg-Kal.

Freilich liefert die physiologische Verbrennung des Eiweiß doch noch mehr Wärme, weil bei derselben erst einfachere Verbrennungsprodukte entstehen, aus denen der Harnstoff u. a. erst nachträglich durch Synthese unter Wärmebindung gebildet werden. Auch bei anderen, im Körper manchmal vorkommenden Synthesen, z. B. Fettbildung aus Kohlehydraten, wird ein Teil der im Körper gebildeten Wärme wieder gebunden.

Sieht man von der zuletzt erwähnten Komplikation ab, so erhält man als physiologische Verbrennungswärme für:

1 g Eiweiß: 4,1 kg-Kal., 1 g Fett: 9,3 kg-Kal.,
1 g Kohlehydrate: 4,1 kg-Kal.

Hinsichtlich der Wärmebildung sind demnach für den Organismus gleichwertig oder isodynam:

2,3 g Eiweiß (oder Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Auf 1 g des für die Verbrennung verbrauchten Sauerstoffs berechnet erhält man für die Verbrennung aller Nahrungsstoffe nahezu den gleichen Wert, nämlich im Mittel 3,4 kg-Kal.

Kennt man die Größe des Stoffumsatzes, so läßt sich aus der Verbrennungswärme der verbrannten Stoffe die Menge der gebildeten Wärme berechnen. Umgekehrt kann man durch Bestimmung der gebildeten Wärmemenge über die Größe des Stoffumsatzes Aufschluß erhalten; freilich gibt die Bestimmung der Wärmeproduktion nicht über den Verbrauch der einzelnen Nahrungsstoffe Aufschluß.

Die Wärmeproduktion wird durch Wasser- oder Luftkalorimeter gemessen: Beim Wasserkalorimeter befindet sich der Körper in einem Blechkasten; die von ihm an den Kasten abgegebene Wärme wird von diesem weiter abgegeben an eine Wasserhülle, die den Kasten umgibt. Die zur Respiration nötige Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet. Die abgeleitete Luft geht durch ein Schlangenrohr, das durch die erwähnte Wasserhülle führt und seine Wärme an das Wasser ebenfalls abgibt. Aus der Temperaturerhöhung des Wassers ist die vom Körper abgegebene Wärme zu berechnen. Diese Wärme ist gleich der vom Körper gebildeten, wenn die Körpertemperatur zu Anfang und zu Ende des Versuchs die gleiche ist. Beim Luftkalorimeter ist der Blechkasten von einer Lufthülle umgeben, deren Ausdehnung durch die Erwärmung zur Bestimmung der Wärmeabgabe dient.

Der ruhende erwachsene Mann produziert in 24 Stunden etwa 2400 kg-Kal., in 1 Stunde 100 kg-Kal.; 1 kg des Körpers produziert in 24 Stunden 34 kg-Kal., in 1 Stunde 1,4 kg-Kal.

Die Größe der Wärmeproduktion muß von denselben Einflüssen abhängig sein wie die Größe des Gesamtstoffwechsels. Auch Arbeitsleistung steigert die Wärmeproduktion, weil das Mehr an Energie, das dabei umgesetzt wird, nur zum Teil zur Leistung äußerer Arbeit verwertet werden kann, der Rest wird zu Wärme. Vom arbeitenden Körper wird im günstigsten Falle nur etwa ein Viertel der ganzen umgesetzten Energie in mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen drei Viertel werden zu Wärme. Der erwachsene Mann produziert bei angestrengter Arbeit in 24 Stunden auf 1 kg seines Körpergewichts eine Wärmemenge, die einschließlich der in Wärme umgerechneten äußeren Arbeit 55 kg-Kal. beträgt.

2. Wärmeabgabe.

Der Körper verliert fortwährend Wärme und zwar:

1. durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche an die umgebende Luft, die in der Regel kälter ist als der Körper.

2. Durch Verdunsten des Wassers von der Hautoberfläche, besonders bei Schweißsekretion, wodurch der Körper noch erheblich Wärme abgeben kann, selbst wenn er sich in Luft von höherer Temperatur als Körpertemperatur befindet.

3. Durch die Ausatmung der auf Körpertemperatur erwärmten und mit Wasserdämpfen gesättigten Respirationsluft. Der Wasserdampf kommt in die Exspirationsluft durch Wasserverdunstung auf der Schleimhautoberfläche der Luftwege.

4. Durch Erwärmung der aufgenommenen Speisen und Getränke, resp. Entleerung der körperwarmen Ausscheidungen (Harn, Kot).

Von der gesamten abgegebenen Wärme entfallen gewöhnlich etwa 80 % auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der

Hautoberfläche, 15% auf die Wasserverdunstung von der Schleimhaut der Luftwege, der Rest zur Hälfte auf die Erwärmung der Respirationsluft, zur Hälfte auf die Exkrete.

Der Anteil, der auf die einzelnen Arten von Wärmeabgabe entfällt, ist aber unter verschiedenen Bedingungen sehr verschieden groß. Die Wärmeabgabe durch Leitung von der Hautoberfläche und durch Erwärmen der eingeatmeten Luft ist umso größer, je niedriger die Lufttemperatur ist; die Wärmeabgabe durch Verdunstung wird umso größer, je trockener die Atmosphäre und je stärker die Schweißsekretion ist. Die Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft hängt ab von der Zahl und Tiefe der Atemzüge.

3. Körpertemperatur.

Der Mensch gehört zu den warmblütigen oder homoiothermen Tieren, deren Körpertemperatur, abgesehen von sehr geringen Schwankungen, konstant ist. Die Körpertemperatur des Menschen beträgt 36,5—37,5° C.

Die Körpertemperatur wird gemessen durch Einführen von Thermometern in den Mastdarm, die Scheide, die Mundhöhle oder in die durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle.

Aus den Geweben, namentlich den Muskeln und größeren Drüsen, wo die Wärme hauptsächlich gebildet wird, gelangt sie teils direkt durch Leitung, teils mit dem Blut zur Haut, von der sie nach außen abgegeben wird. Daher ist die Temperatur der Muskeln etwas höher, die der Haut niedriger als die des Blutes.

Die Körpertemperatur zeigt einige regelmäßige geringe Schwankungen; sie ist kurz nach Mitternacht am geringsten (36,5°), Nachmittags am größten (37,5°), steigt etwas nach Nahrungsaufnahme und bei Muskelarbeit.

Säugetiere haben ungefähr dieselbe Körpertemperatur wie der Mensch, bei Vögeln ist sie höher (40—45°). Die Körpertemperatur der kaltblütigen oder poikilothermen Tiere ist wenige Grad (1—4°) höher als die ihrer Umgebung, vorausgesetzt, daß die Tiere nicht unmittelbar vor der Messung in einem wärmeren oder kälteren Medium sich befanden. Säugetiere, die in Winterschlaf verfallen, verhalten sich während des Winterschlafes hinsichtlich ihrer Temperatur wie Kaltblüter.

4. Temperaturregulation.

Die Körpertemperatur bleibt konstant, wenn die Wärmeproduktion immer gleich der Wärmeabgabe ist. Treten Veränderungen der Wärmeproduktion (z. B. bei Muskelarbeit) oder der Wärmeabgabe (z. B. bei heißem oder kaltem Wetter) ein, so müssen durch die Temperaturregulation Produktion und Abgabe sofort wieder gleich gemacht werden, damit die Körpertemperatur konstant bleibt.

Die Temperaturregulation geschieht durch Vermittlung des Nervensystems in noch wenig bekannter Weise.

Von einigen Autoren ist angegeben worden, daß im Zentralnervensystem gewisse Zentren liegen (Wärmezentren), von denen aus die an der Temperaturregulation beteiligten Mechanismen beherrscht werden. Jedoch sind die Angaben über diese Zentren und ihre Wirkungsart noch unsicher. Nach Durchschneiden des Halsmarkes verhalten sich die Warmblüter hinsichtlich ihrer Körpertemperatur wie Kaltblüter.

Durch die Temperaturregulation kann sowohl die Größe der Wärmeproduktion als auch die der Wärmeabgabe verändert werden.

Veränderung der Wärmeproduktion (chemische Temperaturregulation) erfolgt, wenn die Wärmeabgabe des Körpers durch Temperaturänderung des umgebenden Mediums verändert wird. Bei kaltem Wetter wird die Wärmeproduktion gesteigert, und zwar in solchem Grade, daß unwillkürliche Muskelkontraktionen eintreten (Zähneklappern, Muskelzittern). Besonders deutlich zeigt sich diese Veränderung der Wärmeproduktion während des Hungerns.

Bei kleineren Tieren ist das Verhältnis der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproduzierenden Körpermasse größer als bei großen Tieren. Daher müssen kleine Tiere mehr Wärme für 1 kg des Körpers produzieren, als große, um eine bestimmte Temperatur zu behalten. Der erwachsene ruhende Mensch produziert z. B. pro Stunde und Kilogramm des Körpers 1,4 kg-Kal., das Kind im vierten Lebensjahr etwa 3 kg-Kal., das Kaninchen 5,6 kg-Kal.

Berechnet man die Wärmeabgabe auf die Einheit der Oberfläche, so erhält man für die verschieden großen Tiere ungefähr gleiche Zahlen. Beim Menschen kommt auf 1 m^2 Oberfläche eine Wärmeabgabe von etwa 1000 kg-Kal. in 24 Stunden.

Veränderung der Wärmeabgabe (physikalische Temperaturregulation) erfolgt durch:

1. Vermehrung oder Verminderung der Blutzufuhr zur Haut, wodurch die Wärmezufuhr zur wärmeabgebenden Körperoberfläche vergrößert oder verkleinert wird. Der Blutzufluß zur Haut wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefäße und größere Frequenz der Herzschläge, vermindert durch Verengerung der Hautgefäße und geringere Pulsfrequenz.

Die Veränderung der Gefäßweite ist bedingt teils durch direkte Einwirkung der Temperaturänderung auf die Gefäße, teils durch reflektorische Veränderung der Erregung der Gefäßnerven. Direkte Wirkungen der Temperaturänderungen auf die Gefäßnervenzentren dürften in der Norm wohl kaum in Betracht kommen.

2. Sekretion von **Schweiß**, durch dessen Verdunsten dem Körper Wärme entzogen wird.

Bei Verdunsten von 1 Liter Wasser werden 600 kg.-Kal. gebunden.

Der Schweiß ist eine sehr wasserreiche Flüssigkeit.

Er enthält meist nicht mehr, als etwa 1 % Trockensubstanz und zwar 0,7 % Salze (hauptsächlich Kochsalz) und 0,3 % organische Substanzen (darunter 0,15 % Harnstoff). Er reagiert sauer, neutral oder alkalisch, schmeckt salzig und riecht eigentümlich.

Der Schweiß wird sezerniert in den Schweißdrüsen.

Die Schweißdrüsen sind lange unverästelte Röhrchen, die an ihrem inneren Ende einen rundlichen Knäuel von 0,3—0,7 mm Durchmesser bilden. Der Knäuel ist ein vielfach gewundener Kanal mit einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Schweißsekretion ist abhängig vom Nervensystem.

Das Zentrum für die Schweißsekretion soll in der Medulla oblongata liegen.

Untergeordnete Schweißzentren werden auch im Rückenmark angenommen, weil bei Katzen nach Durchschneiden des Halsmarks noch durch Temperaturerhöhung Schweißsekretion in den Hinterpfoten hervorgerufen wird.

Die sekretorischen Nerven der Schweißdrüsen verlaufen durch das Rückenmark in den Sympathicus und von da zu anderen peripheren Nerven.

Reizung des Ischiadicus oder des Plexus brachialis der Katze hat Schweißsekretion der Pfote zur Folge.

Die Schweißsekretion beruht nicht auf Filtration der Blutflüssigkeit, sondern auf spezifischer Drüsentätigkeit, weil ihre Größe unabhängig ist vom Blutdruck. Sie kann in einem amputierten Beine durch Nervenreizung noch 20 Minuten nach der Amputation hervorgerufen werden.

Die Schweißsekretion wird hauptsächlich angeregt dadurch, daß das Schweißzentrum teils direkt, teils reflektorisch durch die Temperaturzunahme erregt wird, zum Teil aber auch dadurch, daß die Temperaturzunahme direkt auf die Schweißdrüsen wirkt.

Die Schweißsekretion beginnt, wenn die Körpertemperatur um 0,3—0,5° über die Normaltemperatur steigt; sie kann auch veranlaßt werden durch Dyspnoë, durch psychische Einflüsse (Angstschweiß) und durch Gifte (Pilokarpin). Atropin wirkt hemmend auf die Schweißsekretion.

Begünstigt wird die Schweißsekretion durch reichliches Wassertrinken.

3. Steigerung oder Verminderung der Frequenz und Tiefe der Atemzüge (Wärmedyspnoë, siehe S. 67), wodurch eine größere oder geringere Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft bewirkt wird.

Erweiterung der Hautgefäße, Schweißsekretion, gesteigerte Atem- und Pulsfrequenz erfolgen z. B. bei Muskelarbeit (d. i. bei gesteigerter Wärmeproduktion) oder bei hoher Außentemperatur (heißem Wetter), Verengerung der Hautgefäße erfolgt bei niedriger Außentemperatur (kaltem Wetter).

Uebermäßige Wärmeabgabe wird verhindert durch den Panniculus adiposus, weil das Fett die Wärme schlecht leitet.

Bei Tieren dienen Haare und Federn dazu, die Wärmeabgabe einzuschränken.

Willkürlich regulieren wir die Wärmeabgabe durch Heizung der Wohnräume, durch Kleidung, Haltung des Körpers (Zusammenkauern), Aufnahme kalter oder warmer Getränke, die Wärmeproduktion durch willkürliche Muskeltätigkeit.

Die Erhaltung der Körpertemperatur durch die Temperaturregulation ist jedoch beschränkt. Die Temperaturregulation versagt, wenn die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig ist, so daß die Veränderung der Wärmeproduktion und Wärmeabgabe nicht mehr genügt, um ein Steigen oder Sinken der Körpertemperatur zu verhindern. Bei sehr starker Abkühlung tritt überdies eine Störung der Temperaturregulation dadurch ein, daß die Kälte lähmend auf die Gefäßmuskulatur wirkt, mithin die Hautgefäße sich abnorm erweitern. Wenn die Temperaturregulation versagt und die Körpertemperatur unter 19° sinkt oder über 42° steigt, so tritt der Tod ein.

Im Fieber ist die Temperaturregulation gestört, die Wärmeproduktion gesteigert, die Körpertemperatur abnorm hoch.

Bei Kaltblütern ist innerhalb gewisser Grenzen die Wärmeproduktion umso größer, je höher die Temperatur des Mediums ist, weil hier die Intensität der Verbrennungsprozesse im Körper mit steigender Temperatur zunimmt. Für die Warmblüter hat die Konstanz der Körpertemperatur den Vorteil, daß die Leistungsfähigkeit des Organismus unabhängig ist von den Schwankungen der Temperatur der Umgebung.

Kapitel XV. **Allgemeine Muskelphysiologie.**

Die aktiven Bewegungen des Körpers beruhen auf der Kontraktion der Muskeln, deren Fasern sich in ihrer Längsrichtung verkürzen und durch Bewegung der mit ihnen verbundenen Teile Arbeit leisten.

Die Physiologie der Bewegungen wird eingeteilt in:

1. Allgemeine Muskelphysiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen physiologischen Eigenschaften der Muskeln.
2. Spezielle Bewegungslehre, d. i. die Lehre von den Wirkungen der Muskeln im einzelnen.

Anatomische Vorbemerkung. Der quergestreifte Skelettmuskel ist zusammengesetzt aus 0,01—0,06 mm dicken, bis zu 12 cm langen Muskelfasern, die von Bindegewebe (Perimysium internum und externum) umhüllt und zusammengehalten werden. In der bindegewebigen Hülle verlaufen Gefäße und Nerven. Die Muskelfaser ist ein Bündel parallel gelagerter Fibrillen mit einer protoplasmatischen Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, das umgeben ist von einem strukturlosen Schlauche, dem Sarkolemm. Dicht unter dem Sarkolemm befinden sich die Muskelkörperchen, das sind spindelförmige kernhaltige Protoplasmakörper.

Der glatte Muskel besteht aus hüllenlosen, bis 0,02 mm dicken, 0,5 mm

langen, faserförmigen Zellen mit stäbchenförmigem Kern in der Mitte, die auch aus Fibrillen und Sarkoplasma zusammengesetzt sind.

Die Fibrillen, die die kontraktilen Teile zu enthalten scheinen, sind bei glatten Muskeln in ihrer ganzen Länge optisch doppeltbrechend (anisotrop). Bei quergestreiften sind sie aus abwechselnd aufeinanderfolgenden hellen einfachbrechenden (isotropen) und dunklen doppeltbrechenden (anisotropen) Querscheiben zusammengesetzt; in der Mitte jeder isotropen Querscheibe findet sich ein schmaler dunkler Streifen, die Zwischenscheibe; zu beiden Seiten dieser noch manchmal je ein dunkler Streifen, die Nebenscheibe; in der Mitte der anisotropen Querscheibe findet sich eine schmale hellere Scheibe, die Mittelscheibe. Die physiologische Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt.

Durch Doppelbrechung, die bei vielen Kristallen vorkommt, wird ein einfacher Lichtstrahl in zwei Strahlen zerlegt. Die doppeltbrechende Muskelsubstanz hat eine optische Achse in der Längsrichtung der Fasern, in der das Licht einfach gebrochen wird. Die Beziehung der Doppelbrechung der Muskelfibrillen zur Kontraktilität ist noch unbekannt.

Die motorischen Nervenfasern treten in Verbindung mit den Muskelfasern, indem ihr Achsenzylinder übergeht in eine Verästelung, die in einer kernreichen, platten, dem Muskelsarkoplasma aufgelagerten Anhäufung von Protoplasma, der Nervenendplatte, liegt.

Die Kontraktion erfolgt, wenn der Muskel durch Reize erregt wird. Im erregten Muskel ist die physiologische Verbrennung erheblich gesteigert; dabei entsteht kinetische Energie, welche die Kontraktion und dadurch die Arbeitsleistung bewirkt. Die Art, wie die chemische Energie in mechanische Arbeit umgewandelt wird, ist noch unbekannt.

§ 1. Der Vorgang der Erregung des Muskels.

Die Erregung des Muskels äußert sich in gewissen chemischen und physikalischen (mechanischen, thermischen und elektrischen) Vorgängen.

I. Chemische Vorgänge der Muskelerregung.

Zusammensetzung des Muskels.

Die Reaktion des ruhenden Muskels ist neutral oder schwach alkalisch. Der Muskel enthält 25% Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiß 20%.

Zerreibt man frische Muskeln und preßt sie unter starkem Druck aus, so erhält man einen meist neutral reagierenden eiweißhaltigen Preßsaft, das **Muskelplasma.** Dasselbe gerinnt von selbst. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines unlöslichen Eiweißkörpers, des **Myosins,** das aus einem löslichen Eiweißkörper des Muskelplasma, dem Myosinogen, entsteht. Myosingerinnung tritt auch bei der Totenstarre des Muskels auf. Die Menge des Myosins beträgt etwa 20% vom Eiweiß des Muskelplasma.

Die Lösung, die nach Abscheidung des Myosins vom Muskelplasma übrig bleibt, heißt **Muskelserum.** Es reagiert sauer und enthält die

übrigen 80% vom Eiweiß des Muskelplasma. Dieser Rest besteht zum größten Teil aus einem Eiweißstoff, der Myogen genannt wird.

Ferner enthält der Muskel noch ungelöste Eiweißkörper von unbekannter Natur, und Kollagen.

Neben den genannten Eiweißstoffen enthält der Muskel einen Farbstoff, der Muskelhämoglobin genannt wird und der dem Hämoglobin des Blutes verwandt ist, aber nicht von diesem abstammt, denn auch Tiere, die kein Hämoglobin im Blute haben, besitzen diesen Farbstoff in ihren Muskeln.

2. Kohlehydrate, hauptsächlich Glykogen (bis zu 3%, zwischen den Muskelfibrillen abgelagert), Traubenzucker in geringen wechselnden Mengen, Inosit.

3. Fette, die vorwiegend im intermuskulären Bindegewebe abgelagert sind und in Mengen vorkommen, die je nach dem Mästungszustande wechseln.

4. Stoffwechselprodukte (1%), hauptsächlich Harnstoff, Kreatin und Xanthinbasen, sowie Fleischmilchsäure, Inosinsäure u. a.

5. Salze, besonders Kaliumphosphat, (0,8%).

Natriumsalze sind im Muskel nur in geringen Mengen (0,1%) und zwar in der die Fasern umspülenden Gewebeflüssigkeit vorhanden, haben aber doch für den Muskel große Bedeutung; entzieht man die Natriumionen dem Muskel, so wird er unerregbar.

An Gasen ist aus dem Muskel Kohlensäure, dagegen kein Sauerstoff durch Auspumpen zu erhalten.

Die physiologischen Verbrennungen gehen fortwährend schon im ruhenden Muskel vor sich; sie sind erkennbar daran, daß das arterielle Blut im Muskel venös wird.

Im erregten Muskel sind die Verbrennungsprozesse enorm gesteigert. Bei anstrengender Tätigkeit wird vom Körper etwa 5mal so viel Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben als in Ruhe. Es werden bei mäßiger Arbeit meist mehr Kohlehydrate oder Fette verbrannt, wenn diese in ausreichender Menge vorhanden sind, nicht aber mehr Eiweiß. Das geht hervor aus Bestimmungen des Gesamtstoffwechsels bei Ruhe und Arbeit des Körpers. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung sind immer gesteigert bei Muskelarbeit, die Stickstoffausscheidung dagegen nur bei sehr angestrengter Muskelarbeit oder dann, wenn in der Nahrung nicht hinreichend stickstofffreie Substanzen zur Deckung der Muskelarbeit eingeführt werden, z. B. bei reiner Eiweißkost.

Der respiratorische Quotient verändert sich durch Muskelarbeit nicht, wenn die Arbeit nicht zur Ermüdung des Muskels führt; er wird vergrößert bei ermüdender Arbeit.

Der Glykogengehalt sowohl der Muskeln als auch der Leber nimmt bei der Muskeltätigkeit ab. Auch ein Verlust an Körperfett kann durch Muskelarbeit erzielt werden.

Der tätige Muskel reagiert sauer. Der Gehalt des Muskels an Fleischmilchsäure nimmt bei der Erregung zu.

Ausgeschnittene Froschmuskeln können in sauerstofffreier Atmosphäre Arbeit leisten, obwohl in ihnen selbst keine Spur freien Sauerstoffs nachweisbar ist; sie leisten die Arbeit auf Kosten von Spaltungsprozessen mit unvollkommener Oxydation, sie ermüden aber bald.

Warmblütermuskeln enthalten höchstens einen geringen Vorrat an solchen spaltbaren Stoffen, denn sie verlieren nach kurzer Zeit ihre Erregbarkeit, wenn der Zufluß arteriellen Blutes gehemmt wird.

Bei Tätigkeit nimmt der Gehalt des Muskels an durch Wasser extrahierbaren Stoffen ab, an durch Alkohol extrahierbaren zu.

II. Physikalische Vorgänge der Muskelerregung.

A. Mechanische Veränderungen des erregten Muskels.

Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der Muskel ist elastisch und in der Längsrichtung seiner Fasern dehnbar. Bei Dehnung nimmt seine Länge zu, die Dicke ab, das Volum ändert sich nicht.

Die Verlängerung durch Dehnung ist nicht proportional dem dehnenden Gewicht; ein und derselbe Belastungszuwachs bringt umso geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel schon gedehnt ist. Daher ist die Dehnungskurve, d. h. die Kurve, deren Abszissen die dehnenden Lasten, deren Ordinaten die Längen des Muskels angeben, keine Gerade, sondern nähert sich einer Hyperbel. Auch zeigt der Muskel bei Belastung und Entlastung in hohem Grade die Erscheinung der elastischen Nachwirkung.

Der Froschmuskel zerreißt bei einer Belastung von 50 g auf 1 mm^2 Querschnitt.

a) Der Vorgang der Kontraktion.

Der erregte Muskel verkürzt sich in seiner Längsrichtung, wird dicker in querer Richtung, sein Volum ändert sich nicht. Verhindert man den Muskel an der Verkürzung, so nimmt seine Spannung bei der Erregung zu.

Sowohl die anisotropen als die isotropen Schichten des quergestreiften Muskels zeigen gleichsinnige Gestaltveränderung, wie der ganze Muskel. Dabei nimmt das Volum der anisotropen Teile etwas zu, das der isotropen etwas ab, was durch Wasserübertritt aus den isotropen in die anisotropen erklärt wird. Außerdem vermindert sich der Helligkeitsunterschied beider Substanzen.

Die Zuckung. Wird der Muskel von einem einzigen, kurz einwirkenden Reiz (etwa einem elektrischen Induktionsschlag) getroffen, so zieht er sich danach schnell zusammen und verlängert sich gleich darauf wieder. Man bezeichnet diesen Vorgang als Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wird untersucht mit der graphischen Methode. Der Muskel wird verknüpft mit einem Schreibhebel, den er bei seiner Kontraktion bewegt und der seine Bewegung aufschreibt auf eine an ihm vorbei bewegte Schreibfläche. Die Vorrichtung zur graphischen Registrierung der Muskelkontraktion heißt Myographion.

Isotonische Zuckung nennt man eine Zuckung, während der die

Spannung des Muskels konstant bleibt. Die isotonische Zuckungskurve gibt den Verlauf der Verkürzung bei konstant bleibender Spannung an. Um eine isotonische Zuckungskurve zu erhalten, muß man einen Zeichenhebel verwenden, der möglichst wenig durch die Kontraktion des Muskels geschleudert wird. Man nimmt dazu einen leichten Schilfhebel, hängt eine etwaige Last möglichst nahe der Achse an und läßt den Muksel weit entfernt von der Achse angreifen. Wenn der Muskel unter normalen physiologischen Bedingungen arbeitet, so kontrahiert er sich übrigens niemals isotonisch, sondern immer mit Spannungsänderungen.

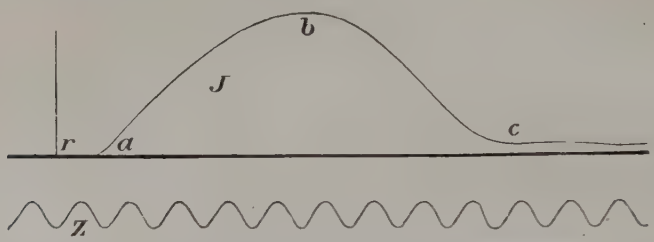


Fig. 9. Isotonische Zuckungskurve eines Froschmuskels.
J: Zuckungskurve. r: Zeitmoment, in dem die Reizung erfolgte. r bis a: Stadium der latenten Reizung. a bis b: Stadium der steigenden Energie. b bis c: Stadium der sinkenden Energie. Z: Kurve, die von einer schwingenden Stimmgabel gezeichnet wurde, um die Zeit zu registrieren; jede Schwingung entspricht einer Zeit von 0.01 Sek.

Isometrische Zuckung nennt man eine Zuckung, bei der die Verkürzung des Muskels vollständig gehindert wird, so daß er Spannung entwickelt, ohne sich zu verkürzen. Der Verlauf der Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung wird registriert mit den sogenannten Spannungszeichnern.

Vom Momente der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Kontraktion vergeht eine merkliche Zeit, das Stadium der latenten Reizung. Bei isotonischer Zuckung erfolgt die Verkürzung nun zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu einem Maximum. Dann verlängert sich der Muskel wieder, zuerst schneller, nachher langsamer, bis er seine Ruhelänge wieder erreicht hat. Oft bleibt nach der Zuckung allerdings noch ein geringer Verkürzungsrückstand zurück, besonders wenn die Belastung des Muskels gering ist (siehe Fig. 9). In entsprechend ähnlicher Weise verläuft die Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung.

Das Stadium der latenten Reizung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,01 Sek., beim Warmblüterskelettmuskel 0,004—0,01 Sek., bei den verschiedenen glatten Muskeln 0,25 bis 10,0 Sek.

Die Dauer der Zuckung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,1—0,15 Sek., beim Warmblütermuskel weniger, bei manchen Insektenmuskeln sogar nur 0,003 Sek., beim Herz-

muskel 0,15—0,3 Sek., bei glatten Muskeln 5 Sek. bis 2 Min. Verschiedene quergestreifte Muskeln desselben Tieres zucken verschieden schnell, z. B. beim Frosch der Gastrocnemius schneller als der Hyoglossus. Manche Tiere, z. B. Kaninchen, Vögel, haben langsam zuckende quergestreifte Muskeln, die rot und trübe aussehen und sarkoplasmareich sind, und rascher zuckende, die blaß aussehen und sarkoplasmaarm sind.

Die Größe der Verkürzung (Hubhöhe) beträgt bei der maximalen Zuckung des Froschskelettmuskels etwa 20 % der Faserlänge; bei glatten Muskeln etwa 45 %.

Einflüsse auf die Zuckung.

1. Die Temperatur. Innerhalb Temperaturen von etwa -4^{0} und $+40^{0}$ C. sind Zuckungsdauer und Latenzstadium umso kleiner, je höher die Temperatur ist. Auch die Hubhöhe ändert sich mit der Temperatur, sie ist aber nicht einfach umso größer, je höher die Temperatur ist, sondern sie kann beim kalten Skelettmuskel sogar größer sein als beim warmen.

2. Die Belastung. Die Hubhöhe ist im allgemeinen umso geringer, je größer die am Muskel hängende Last ist; indes ist auch oft zu beobachten, daß die Hubhöhe des ganz unbelasteten Muskels etwas geringer ist als die des mäßig belasteten.

3. Die Ermüdung. Wenn ein Muskel viele Zuckungen nacheinander ausführt, nehmen die Zuckungsdauer und das Latenzstadium zu; die Hubhöhe nimmt bei den ersten Zuckungen auch um ein Geringes zu, nachher stetig ab.

Kontraktionswelle. Reizt man nur eine beschränkte Stelle des Muskels, so zuckt doch der ganze Muskel. Die Kontraktion pflanzt sich vom Reizorte aus ähnlich einer Welle nach beiden Enden durch die Faser mit meßbarer Geschwindigkeit fort. Bei Nervenreizung geht die Kontraktionswelle vom Eintrittsorte des Nerven in die Faser aus.

Man mißt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle, indem man für zwei von dem gereizten Muskelende verschieden weit entfernte Stellen des Muskels den Zeitpunkt des Beginns der Verdickung mit Hilfe von aufgelegten leichten Schreibhebeln bestimmt. Die Verdickung beginnt an beiden Stellen zu verschiedenen Zeiten. In der Zeit, die zwischen beiden Zeitpunkten verstreicht, geht die Kontraktionswelle durch das Stück Muskel zwischen beiden Stellen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle beträgt im zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 5 m in der Sekunde, im Warmblütermuskel 10—15 m, im Froschherzmuskel 5 bis 10 cm, in glatten Muskeln 10—15 mm. Sie wird vermindert durch Abkühlung und Ermüdung.

Beim quergestreiften Skelettmuskel geht die Kontraktion nie von einer Faser auf die andere über, wohl aber beim glatten.

Summation der Zuckungen. Tetanus. Treffen mehrere Einzelreize einen Muskel so schnell nacheinander, daß das Reizintervall kürzer ist als die Zuckungsdauer, so summieren sich die von den einzelnen Zuckungen herrührenden Verkürzungen. Der Verkürzungszuwachs, den jeder folgende Reiz hinzufügt, ist dabei aber kleiner, als der vom vorhergehenden Reiz bewirkte. Schließlich wird ein Maximum der Verkürzung erreicht, das bei weiter folgender Reizung nicht überschritten wird. Bei hinreichend kleinem Reizintervall entsteht so durch Summation von Zuckungen eine Dauerverkürzung, die man Tetanus nennt. Der Tetanus des zimmerwarmen Froschskelettmuskels kommt zu stande, wenn etwa 20 Reize in der Sekunde den Muskel treffen.

Beim unbelasteten Muskel kann die tetanische Hubhöhe bis zu 80 % der Faserlänge betragen, beim belasteten ist sie umso kleiner, je größer die Belastung ist.

Der normale Herzmuskel ist nicht tetanisierbar (siehe S. 37).

Die willkürliche Muskelkontraktion ist auch tetanischer Art. Das ist zu erkennen an den Aktionsströmen (siehe S. 152). Die Zahl der Erregungen bei willkürlicher Kontraktion ist für verschiedene Muskeln verschieden; sie beträgt 40—100 in 1 Sek. Auch die kürzeste willkürliche Kontraktion dauert noch länger, als eine durch künstliche Reizung erzeugte Zuckung.

Muskelton. Von künstlich gereizten Muskeln, die durch einen Schallleiter mit dem Ohr verbunden werden, hört man einen Ton, dessen Schwingungszahl bei nicht zu großer Reizfrequenz der Zahl der Reize entspricht. Auch von willkürlich gereizten Muskeln ist ein Ton (von der Schwingungszahl 19 in der Sekunde) zu hören; dieser Ton beweist jedoch nicht die oscillatorische Erregung der Muskeln bei willkürlicher Kontraktion; denn auch bei Einzelzuckungen kann man Töne hören (siehe erster Herzton S. 41).

Dauerkontraktion von nicht tetanischer Art. Bei Einwirkung von Dauerreizen auf den Skelettmuskel oder glatten Muskel (z. B. Durchleitung eines konstanten Stromes) kann eine Dauerkontraktion eintreten, die nicht durch Verschmelzen von Zuckungen entsteht, also nicht tetanischer Art ist, und die auch nicht vom Reizorte aus sich nach Art der Kontraktionswelle ausbreitet. Solche Dauerkontraktionen kommen auch noch bei narkotisierten Muskeln vor.

Der Herzmuskel dagegen vollführt bei Dauerreizung rhythmische Kontraktionen (siehe S. 37).

Rhythmische Kontraktionen bei chemischer Dauerreizung sind freilich auch bei Skelettmuskeln zu beobachten, wenn man sie z. B. in die Biedermannsche Flüssigkeit (d. i. eine wässerige Lösung von 0,5 % NaCl, 0,2 % Na_2HPO_4, 0,05 % Na_2CO_3) eintaucht.

b) Die Arbeitsleistung des erregten Muskels.

Dehnbarkeit des tetanisierten Muskels. Der tetanisierte Muskel ist dehnbarer als der ruhende; seine Dehnungskurve, die auch

Aehnlichkeit mit einer Hyperbel hat, verläuft in der Regel steiler als die des ruhenden. Der Muskel vermag auch noch Gewichte durch seine Kontraktion zu heben, welche ihn schon zerreißen.

Die Arbeitsleistung ist das Produkt aus dem gehobenen Gewicht und der Hubhöhe.

Die Hubhöhe ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional der Faserlänge.

Die Kraft, mit der das Gewicht gehoben wird, ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional dem Querschnitt des Muskels.

Absolute Kraft des Muskels nennt man die Spannung, die der nicht gedehnte Muskel bei maximalem isometrischen Tetanus entwickelt. Die absolute Kraft beträgt für den quergestreiften Froschmuskel 3 kg, für den menschlichen Skelettmuskel 6 kg, für den glatten Froschmuskel 1 kg auf 1 cm^2 Querschnitt.

Die Arbeitsleistung des tätigen Muskels nimmt mit Zunahme der Last zunächst von Null an bis zu einem gewissen Maximum zu, dann wieder ab.

Das Maximum der Arbeit, die ein Muskel durch Erhebung einer konstant bleibenden angehängten Last um den Betrag der Verkürzung leisten kann, ist aber noch nicht die größtmögliche Arbeitsleistung, zu der der Muskel überhaupt befähigt ist. Mehr Arbeit leistet er nämlich, wenn während seiner Kontraktion die Last vermindert wird. Er verkürzt sich dann immer weiter und leistet so noch mehr Arbeit durch Erheben der verminderten Last.

Manche Muskeln des Menschen arbeiten vermöge der Gelenkeinrichtungen nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung.

Arbeitsleistung unter Entlastung nach vorausgegangener kräftiger Anspannung des Muskels findet auch statt, wenn die Last nicht nur gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird. Auch hier sind demnach besonders günstige Bedingungen für die Arbeitsleistung gegeben; dies äußert sich darin, daß die Last höher steigt, als der Verkürzung des Muskels entspricht.

Außer der eigentlichen Arbeitsleistung kommt den Muskeln auch die wichtige Aufgabe zu, gehobene Gewichte, sowie die einzelnen Körperteile gegeneinander zu halten, was ebenfalls unter Energieaufwand durch Anspannung der Muskeln geschieht.

Ein erwachsener Mann kann bei 8 Stunden Tätigkeit täglich eine Arbeit von etwa 300000 Kilogrammetern leisten.

B. Wärmebildung des erregten Muskels.

Von der im erregten Muskel umgesetzten Energie kann etwa ein Viertel zur Arbeitsleistung verwendet werden, der Rest wird zu Wärme.

Dieser mechanische Nutzeffekt ist groß im Vergleich zu dem Nutzeffekt der Dampfmaschinen.

Die gesamte umgesetzte Energie tritt als Wärme im erregten Muskel auf, wenn er keine äußere Arbeit geleistet hat; in diesem Falle kann man also durch Bestimmung der Erwärmung des erregten Muskels den gesamten Energieumsatz messen. Wenn beim Tetanus nach Erhebung des Gewichtes letzteres auf der Höhe gehalten wird, so leistet der Muskel hierbei keine weitere Arbeit, und infolgedessen wird die gesamte weiter umgesetzte Energie zu Wärme. Bei isometrischem Muskelakte wird alle umgesetzte Energie in Wärme verwandelt.

Um auch den isotonischen Muskelakt so zu leiten, daß der Muskel schließlich keine Arbeit geleistet hat, läßt man das gehobene Gewicht am Muskel hängen und bei der Wiederverlängerung wieder herabsinken. Die Messung der Muskelwärme geschieht bei ausgeschnittenen Froschmuskeln nach thermoelektrischer Methode mit Hilfe sehr feiner Thermosäulen. Beim Menschen kann die Erwärmung erregter Muskeln sogar direkt nachgewiesen werden durch feine Thermometer, die man der Haut über den Muskeln auflegt.

Der Froschskelettmuskel zeigt bei Einzelzuckung eine Temperaturzunahme von 0,001—0,005 ° C., bei Tetanus mehr. Die Wärmemenge, die die Zuckung von 1 g Froschmuskel liefert, beträgt etwa 3 Milligrammkalorien, was der Verbrennung von 0,0008 mg Zucker entspricht.

C. Elektrische Erscheinungen des erregten Muskels.

Erregte Stellen des Muskels verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende. Mit der Verkürzung fällt die Elektrizitätsentwicklung aber nicht zusammen, denn sie beginnt bei der Zuckung des

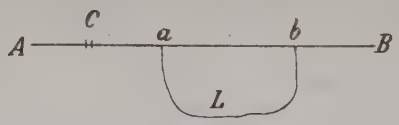


Fig. 10.

quergestreiften Skelettmuskels schon im Latenzstadium, und ist sogar größtenteils schon abgelaufen, ehe die Kontraktion beginnt. Der Kontraktionswelle geht also eine „Negativitätswelle“ voraus.

Legt man einer Muskelfaser AB der Fig. 10 an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C, so geht kurze Zeit darauf ein elektrischer Strom durch L von b nach a, wenn die Erregung bis a gelangt, mithin a negativ geworden ist, und bald danach ein Strom von a nach b, wenn die Erregung bei a schon beendigt ist, bei b aber noch besteht. Diese Ströme, die sehr schnell nacheinander verlaufen, heißen **Aktionsströme.** Sie werden mit denselben Mitteln nachgewiesen, wie die Aktionsströme der Nerven (siehe S. 171).

Sekundäre Zuckung, sekundärer Tetanus. Legt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates auf die Oberfläche eines anderen Muskels auf und reizt den letzteren Muskel von seinem Nerven aus, so erfolgt Zuckung resp. Tetanus beider Muskeln, weil die Aktionsströme des gereizten Muskels durch den seiner Oberfläche aufgelegten Nerven des Nervmuskelpräparates gehen und diesen reizen. Dauerkontraktionen von nicht tetanischer Natur geben keinen sekundären Tetanus.

Schneidet man einen Muskel quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt: **Ruhestrom des Muskels.** An der Schnittfläche fängt nämlich der Muskel an abzusterben, und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Muskel hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine „**negative Schwankung**" des Ruhestromes ein.

Läßt man den Muskel, ehe man ihn verletzt, erst einige Zeit in einer dem Muskelsaft isotonischen Lösung gewisser nicht giftig wirkenden Kalisalze liegen und legt dann erst den Querschnitt an, so verhält sich jetzt die verletzte Stelle elektrisch indifferent oder schwach positiv gegen unverletzte Stellen.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes des Muskels beträgt etwa 0,07 Volt.

Die beschriebenen elektrischen Erscheinungen sind durch die chemischen Vorgänge im erregten und absterbenden Muskel bedingt.

§ 2. Die Reize und die Erregbarkeit des Muskels.

Die Reize, die den Muskel erregen, werden eingeteilt in:

A. indirekte, d. s. Reize, die zunächst den motorischen Nerven treffen, von dem aus dann der Muskel gereizt wird.

B. direkte, d. s. Reize, die den Muskel erregen, wenn sie ihn unmittelbar treffen. Der Muskel ist direkt, d. h. ohne Vermittlung des Nerven, erregbar. Dies geht hervor aus folgendem:

a) Im Froschsartorius breiten sich die Nervenfasern nur in der Mitte des Muskels aus, die beiden Enden sind, wie die mikroskopische Untersuchung gelehrt hat, in einer Ausdehnung von etwa ein Achtel der ganzen Länge nervenfrei. Reizt man ein solches nervenfreies Ende dieses Muskels, so tritt doch Erregung des Muskels ein.

b) Ammoniak erregt die Nervenfasern nicht, wohl aber den Muskel direkt.

c) Das amerikanische Pfeilgift Curare lähmt die Nervenendigungen des Muskels. Bei einem mit Curare vergifteten Tiere hat die Nervenreizung daher keine Wirkung mehr auf den Muskel, der curaresierte Muskel ist aber noch direkt erregbar.

Glatte Muskeln können in analoger Weise durch Vergiften mit

Atropin entnervt werden; sie besitzen dann doch noch direkte Erregbarkeit.

d) „Idiomuskulärer Wulst" heißt eine lokale Kontraktion der Muskelfasern, die nach mechanischer Reizung besonders bei abnormen Muskeln (bei Ermüdung, Erkrankungen) an der Reizstelle entsteht, und von da sich oft nicht weiter ausbreitet. Der idiomuskuläre Wulst entsteht bloß an den direkt gereizten Muskelstellen, breitet sich also nicht dem Verlaufe der Nervenfasern nach aus.

Direkte Reize des Muskels sind:

1. Mechanische: Schneiden, Quetschen des Muskels wirkt erregend.

Die äußeren mechanischen Bedingungen haben auch Einfluß auf die Erregbarkeit. Bei gleicher Reizstärke wird nämlich umsomehr Energie umgesetzt, je größere Widerstände sich der Kontraktion des Muskels entgegenstellen. Dies ist zweckmäßig, weil der Muskel so von selbst gegen größere Hindernisse mehr Kraft aufbietet.

2. Thermische: Erwärmen über 40° bewirkt eine anhaltende Kontraktion, die schließlich in Wärmestarre übergeht. Die Erregbarkeit ist unterhalb 40° umso größer, je höher die Temperatur ist.

Glatte Muskeln verlängern sich bei mäßiger Erwärmung, verkürzen sich bei Abkühlung.

Auch direkte Reizung durch Licht ist bei manchen Muskeln (Irismuskel des Aales und Frosches) beobachtet worden.

3. Chemische: Gewisse chemische Agentien wirken erregend, z. B. Alkalien (auch Ammoniakgas), schädigen aber den Muskel zugleich, so daß er schließlich unerregbar wird. Andere Substanzen wirken bloß schädigend, ohne vorher zu erregen. Indifferent für den Muskel ist die Ringersche Lösung (siehe S. 37).

4. Elektrische: Ein konstanter Strom von hinreichender Stärke durch den Skelettmuskel in der Längsrichtung durchgeleitet, bewirkt bei seiner Schließung eine Zuckung oder einen kurzdauernden Tetanus, zuweilen auch bei der Oeffnung. Bei der Schließungszuckung geht die Kontraktionswelle von der Kathode, bei der Oeffnungszuckung von der Anode aus. Während der Dauer des Durchfließens des Stromes zeigt der Muskel eine Dauerverkürzung an der Kathode, die aber geringer ist als die Verkürzung der Schließungszuckung, und die sich nicht nach Art der Kontraktionswelle von der Kathode aus ausbreitet.

Wird der Strom quer durch die Muskelfaser geleitet, so wirkt er nicht erregend.

Glatte Muskeln bedürfen zu ihrer Erregung stärkerer Ströme

als quergestreifte; bei glatten Muskeln tritt die Schließungsdauerkontraktion in stärkerem Maße auf als bei quergestreiften.

Der Herzmuskel führt nicht Dauerkontraktionen, sondern rhythmische Zuckungen aus, wenn der elektrische Strom durch ihn geleitet wird (siehe S. 37).

Der Strom verändert an der Stelle seines Ein- und Austritts auch die Erregbarkeit des Muskels und zwar geradeso wie beim Nerven (siehe S. 174).

Der Leitungswiderstand für den elektrischen Strom ist in der Längsrichtung der Muskelfasern 2½ Millionen mal, in querer Richtung 12½ Millionen mal größer als der des Quecksilbers.

Beziehung zwischen Reiz- und Erregungsgröße.

Die Erregungsgröße (meßbar durch Bestimmung der Kontraktionsgröße, der Spannungszunahme oder der Wärmeentwicklung) nimmt mit Zunahme der Reizgröße nur bis zu einem gewissen Maximum zu, über das hinaus durch weitere Verstärkung des Reizes keine größere Erregung mehr zu stande gebracht wird.

Die **normale Erregung** ist bei den verschiedenen Muskelarten eine verschiedene:

1. Die Skelettmuskeln werden erregt durch indirekte Reize, die vom Zentralnervensystem ausgehend den Muskeln auf den Bahnen der motorischen Nerven zugeleitet werden.

2. Der Herzmuskel dagegen hat wahrscheinlich myogene Erregung, d. h. er wird erregt durch Reize, die direkt, ohne Vermittlung des Nervensystems, auf ihn einwirken.

Der normale Reiz des Herzmuskels ist wahrscheinlich ein chemischer (siehe S. 37).

3. Myogene Erregung glatter Muskeln soll auch vorkommen.

Beispielsweise zeigt der ganglienfreie glatte Musculus retractor penis des Hundes rhythmische Kontraktionen ganz wie das Herz, die auf myogener Erregung beruhen sollen.

Ob freilich alle diejenigen Erregungen glatter Muskeln, die unabhängig vom Zentralnervensystem erfolgen, myogen sind, oder ob sie durch die in den peripheren Organen befindlichen Ganglienzellen und Nervengeflechte vermittelt werden, muß dahingestellt bleiben.

Herzmuskel und glatte Muskeln stehen jedoch auch unter dem Einfluß des Zentralnervensystems, welches für sie sowohl die Erregung verstärkende, als auch hemmende Nervenfasern abgibt.

Die **Erregbarkeit** des Muskels ist außer von den erwähnten Einflüssen (mechanische Bedingungen, Temperatur, chemische Agentien,

elektrischer Strom) überhaupt abhängig von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen.

Ausgeschnittene Muskeln verlieren ihre Erregbarkeit, Warmblütermuskeln nach wenigen Stunden, Kaltblütermuskeln bei mittlerer Temperatur nach 2—3 Tagen, bei niedriger Temperatur nach längerer Zeit (bis zu 12 Tagen). Unterbrechung der Blutzufuhr, mangelhafte Zufuhr von Sauerstoff setzt die Erregbarkeit bei Warmblütermuskeln bald herab.

Die Erregbarkeit bleibt ferner nur erhalten bei zweckmäßigem Wechsel zwischen Ruhe und Tätigkeit. Einerseits nimmt bei vollständiger Ruhe (z. B. bei Muskeln von Gliedern, die in fixen Verbänden längere Zeit ruhen) die Erregbarkeit ab und zugleich tritt starker Muskelschwund ein, anderseits leidet die Erregbarkeit bei zu großer Anstrengung durch Ermüdung. Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven hat nach einiger Zeit beim Skelettmuskel auch Erlöschen der Erregbarkeit und Schwund des Muskels zur Folge, nicht aber bei glatten Muskeln.

Die **Ermüdung** äußert sich objektiv in Herabsetzung der Erregbarkeit, geringerer Leistungsfähigkeit, subjektiv in schmerzhaften Empfindungen in dem angestrengten Muskel. Die Ermüdung beruht darauf, daß:

1. die durch angestrengte Tätigkeit des Muskels sich in ihm häufenden Zersetzungsprodukte, z. B. Milchsäure, die Erregbarkeit herabsetzen;

2. der Sauerstoffvorrat und das Brennmaterial des Muskels verbraucht werden.

Gönnt man dem ermüdeten Muskel Ruhe, so erholt er sich; die Erregbarkeit nimmt bei der Erholung wieder zu durch Entfernung der Ermüdungsstoffe und durch Zufuhr von Sauerstoff und Brennmaterial.

Tod des Muskels, **Totenstarre.** Der Muskel stirbt ab unter Erscheinungen, die denen bei der Kontraktion sehr ähnlich sind. Beim absterbenden Muskel treten, wie beim kontrahierten, auf: Verkürzung, durch die die Spannung totenstarrer Muskeln bewirkt wird, Wärmebildung, Sauerstoffverbrauch, Bildung von Kohlensäure, Glykogenschwund, elektrische Erscheinungen. Man faßt daher die Totenstarre auf als eine letzte Kontraktion des absterbenden Muskels.

Außer den erwähnten Vorgängen tritt im absterbenden Muskel auch Myosingerinnung ein, durch welche der tote Muskel ein weißliches, trübes Aussehen erhält.

Das Nervensystem hat Einfluß auf den Eintritt der Starre. Bei Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, tritt die Starre später ein, als bei Muskeln mit unversehrten Nerven.

Anhang. **Protoplasma- und Flimmerbewegung.**

1. Protoplasmabewegung.

Die weißen Blutkörperchen verändern ihre Gestalt wie Amöben, indem sie Protoplasmafortsätze bald ausstrecken, bald einziehen. Sie verändern dadurch ihren Ort, indem die Fortsätze auf ihrer Unterlage festklebend den ganzen Zellkörper nachziehen. Im Ruhezustand sind die Protoplasmafortsätze eingezogen, die Zelle ist kugelig abgerundet.

Innerhalb des für das Leben dieser Gebilde unschädlichen Temperaturbereichs ist die Protoplasmabewegung umso lebhafter, je höher die Temperatur ist. Bei den höchsten zulässigen Temperaturen (wenig über 40° C.) werden die Fortsätze allerdings ganz eingezogen; in der Wärmestarre sind die Zellen kugelig. Sauerstoffmangel wirkt lähmend.

Reizt man die Zellen mit Induktionsströmen, so werden die Fortsätze eingezogen. Reize, die von einer Seite her einwirken, können einen richtenden Einfluß auf die Bewegungen ausüben, z. B. chemische Einflüsse, wenn sie vorwiegend von einer Seite her wirken. Die Wanderung der Leukocyten durch die Gefäßwände in die Gewebe scheint vorwiegend durch einseitig wirkende chemische Reize veranlaßt zu werden.

Auf die Bewegung vieler nackter Protoplasmakörper wirkt auch der konstante Strom richtend ein durch verschiedene polare Wirkung an der Stelle seines Ein- und Austritts. So beobachtet man bei manchen Amöben Wanderung in der Richtung zur Kathode hin. Die richtende Wirkung der chemischen und elektrischen Reize nennt man Chemotaxis und Galvanotaxis.

2. Flimmerbewegung.

Die Epithelzellen mancher Schleimhäute tragen an ihrer freien Oberfläche Cilien, welche Schwingungen in bestimmter Richtung hin und her ausführen. Die Schwingung nach der einen Seite geschieht schneller als die nach der entgegengesetzten; deshalb werden leichte auf der Schleimhautoberfläche befindliche Körperchen in der Richtung, nach der der Ausschlag schneller erfolgt, fortbewegt.

Die Flimmerepithelzellen einer Schleimhaut stehen untereinander in physiologischem Zusammenhang, durch den eine Bewegung aller Cilien in geordnetem Sinne vermittelt wird. Das Organ, welches den physiologischen Zusammenhang vermittelt, und von dem aus die Erregung der Flimmerhaare erfolgt, liegt in dem an der Oberfläche der Zellen gelegenen Basalsaum, dem die Flimmerhaare aufsitzen.

Die Tätigkeit der Flimmerzellen wird begünstigt durch Sauerstoffzufuhr und schwach alkalische Reaktion der umspülenden Flüssigkeit.

Beim Menschen ist Flimmerepithel vorhanden auf der Schleimhaut der Luftwege, des Uterus und der Tuben, sowie auf dem Ependym der Hirnhöhlen. Die Flimmerbewegung in den Luftwegen befördert den Schleim und eingeatmeten Staub nach außen; die Flimmerbewegung in Tuben und Uterus dient zur Bewegung des Eies.

Die Samenfäden (Spermatozoën) bestehen aus einem Kopf und einem langen, fadenförmigen Schwanz, welch letzterer peitschenförmige oder pendelartige Bewegungen ausführt, analog den Cilien der Flimmerzellen, und dadurch die Ortsbewegungen des ganzen Samenfadens bewirkt. Die Bewegungen werden durch schwach alkalische Reaktion des flüssigen Mediums, in dem sich die Fäden bewegen, begünstigt, durch saure Reaktion geschwächt.

Kapitel XVI. **Spezielle Bewegungslehre.**

Gegenstand der speziellen Bewegungslehre sind:
1. Die Wirkungen der Skelettmuskeln im allgemeinen;
2. Stehen, Gehen und Laufen;
3. Stimm- und Sprachbildung.

§ 1. **Wirkung der Skelettmuskeln im allgemeinen.**

A. **Die Knochen und ihre Verbindungen.**

Die Knochen sind feste Körper, die zur Stütze der Weichteile dienen. Ihr Bau ist derart, daß den Anforderungen größter Festigkeit bei möglichst geringer Masse genügt ist.

Aus diesem Grunde sind in den Knochen die Lamellen besonders in solchen Richtungen angeordnet, in denen vorwiegend Druck oder Zug auf die Knochen ausgeübt wird (siehe Fig. 11).

Die Knochenverbindungen sind einzuteilen in:

1. **Synchondrosen,** Verbindungen zweier Knochen durch Knorpel, d. s. Knochenverbindungen, die eine bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen zueinander bedingen, wenn keine äußeren Kräfte auf die Knochen wirken. Die durch Synchondrosen ver-

bundenen Knochen können von äußeren Kräften nach allen Richtungen hin gegeneinander bewegt werden, wobei der Knorpel verbogen wird. Der Umfang dieser Bewegungen ist aber sehr gering.

2. **Gelenke,** d. s. Knochenverbindungen ohne bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen.

Die einander zugekehrten Flächen zweier gelenkig verbundener Knochen, die mit Knorpelüberzug versehen sind, berühren sich, sind glatt und können aufeinander gleiten. Das Gleiten wird begünstigt durch die im Gelenke befindliche Gelenkschmiere, Synovia.

Die Synovia ist eine alkalische, fadenziehende, oft durch Zellreste getrübte Flüssigkeit. Sie enthält Eiweiß, Salze und eine schleimige Substanz, jedoch kein echtes Mucin. Ihre Zusammensetzung wechselt, je nach Ruhe oder Bewegung.

In manchen Fällen befinden sich zwischen den gelenkig verbundenen Knochen noch Knorpel (Gelenkzwischenknorpel), die die Gelenkflächen vergrößern und die Bewegung der Knochen gegeneinander durch Gleiten selbst in solchen Fällen begünstigen, wo die eine Knochenfläche nicht der Abdruck der anderen ist.

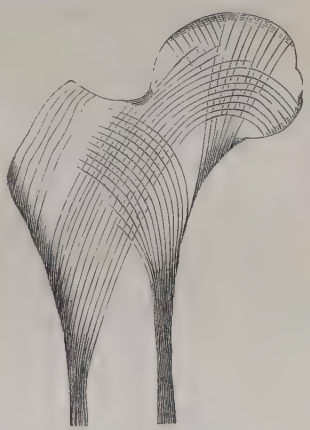


Fig. 11. Anordnung der Knochenlamellen im oberen Ende des Femur (nach H. Meyer).
Die Knochenlamellen bilden ein Gewölbe, das die Körperlast trägt; außerdem finden sich noch Lamellen in der Richtung des Druckes der Last u. des Zuges der Muskeln.

Die Gelenke sind umhüllt von der Gelenkkapsel, einer bindegewebigen Membran, die an die verbundenen Knochen angeheftet ist, und die wegen ihrer Schlaffheit eine ausgiebige Bewegung der Knochen gegeneinander gestattet.

Manche Gelenke, die Amphiarthrosen, haben jedoch eine so straffe Kapsel, daß eine ausgiebige Bewegung der verbundenen Knochen nicht möglich ist. Diese Gelenke sind mechanisch gleichbedeutend den Synchondrosen.

Die Gelenkflächen sind **Rotationsflächen.** Eine Rotationsfläche ist, eine Fläche, die von einer ebenen Kurve beschrieben wird, wenn man die Kurve um eine in ihrer Ebene gelegene Gerade als Achse dreht.

Nach der Form der Kurve, durch deren Drehung die Rotationsfläche entsteht, und nach der Lage der als Drehungsachse dienenden Geraden sind die Gelenke einzuteilen:

1. Die Kurve ist ein Kreisbogen.

a) Die Gerade geht durch den Mittelpunkt des Kreisbogens. Die Rotationsfläche ist ein Stück einer Kugelfläche.

Gelenke mit solchen Flächen heißen **Kugelgelenke** oder Arthrodien. Bei ihnen bewegen sich die verbundenen Knochen um unendlich viele Drehungsachsen, die sämtlich durch den Kugelmittelpunkt gehen. Man kann aber auch die sämtlichen möglichen Bewegungen zurückführen auf Bewegungen um drei aufeinander senkrechte, durch den Kugelmittelpunkt gehende Achsen. Die Kugelgelenke können daher auch dreiachsige Gelenke genannt werden.

Beispiel: Hüftgelenk, Schultergelenk.

b) Die Gerade geht nicht durch den Mittelpunkt des Kreises.

α) Sie liegt auf der konkaven Seite des Kreisbogens: Ovalfläche, **Ovalgelenk.**

Das Ovalgelenk ist zweiachsig; die eine Achse fällt mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammen, die andere liegt zur ersten senkrecht gekreuzt.

Beispiel: Vorderarm-Handwurzel-Gelenk.

β) Die Gerade liegt auf der konvexen Seite des Kreisbogens: Sattelfläche, **Sattelgelenk.**

Das Sattelgelenk ist auch zweiachsig; die Achsen liegen analog denen des Ovalgelenkes.

Beispiel: Gelenk zwischen Os multangulum majus und Metacarpus pollicis.

2. Die Kurve hat eine beliebige Form mit Ausnahme eines Kreisbogens, die Lage der Geraden ist auch beliebig.

Solche Gelenke heißen **Scharniergelenke;** sie haben eine Drehungsachse, die mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt. Denkt man sich den einen von zwei durch Scharniergelenk verbundenen Knochen feststehend, so beschreibt ein Punkt des zweiten beweglich gedachten Knochens bei der Bewegung einen Kreis.

Beispiel: Gelenke zwischen den Phalangen.

Als besondere Fälle sind noch zu erwähnen:

1. Das Schraubengelenk, ein einachsiges Gelenk, bei dem ein Punkt des beweglich gedachten Knochens nicht einen Kreis, sondern eine Schraubenlinie beschreibt. Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Achsenrichtung statt. Diese Verschiebung ist bedingt durch eine schraubenförmige Leitfurche in der einen und eine entsprechende Leiste in der anderen Rotationsfläche.

Beispiel: Ellbogengelenk.

2. Das Spiralgelenk. Die Rotationsfläche des Spiralgelenks kann man sich in folgender Art zu stande gekommen denken: Die Kurve, die bei der Drehung um die Gerade die Rotationsfläche beschreibt, möge während dieser Drehung nicht denselben Abstand von der Geraden beibehalten, sondern mit Zunahme der Drehung sich der Geraden nähern. Ein Punkt der Kurve beschreibt deshalb nicht einen Kreis, sondern eine Spirallinie. Bei einem Spiralgelenk beschreibt ein Punkt des beweglich gedachten Knochens demnach auch nicht einen Kreis, sondern eine Spirale.

Beispiel: Kniegelenk.

Haftmechanismen der Gelenke. Die gelenkig verbundenen Knochen werden zusammengehalten durch Bänder (Ligamenta accessoria der Scharniergelenke) und durch Spannung der umgebenden Muskeln. Außerdem ist auch der Luftdruck an dem Zusammenhaften der Knochen beteiligt.

Schneidet man an einer Leiche sämtliche Verbindungen zwischen Oberschenkel und Becken durch, auch die Gelenkkapsel des Hüftgelenks, so bleibt der Schenkel doch im Hüftgelenk hängen, weil der Luftdruck die Gelenkflächen gegeneinander drückt. Die Kraft, mit der der Luftdruck die Knochen zusammenhält, beträgt beim Hüftgelenk etwa 22 kg, d. i. mehr als das Gewicht des Beines.

Hemmung der Bewegung gelenkig verbundener Knochen. Der Bewegungsumfang der Knochen ist natürlich ein beschränkter und wird oft noch eingeengt durch hemmende Knochenfortsätze (z. B. das Olecranon ulnae, das die Durchbiegung des Ellbogens nach vorn hemmt) und Bänder (z. B. das Ligamentum cruciatum posterius des Knies, welches das Durchdrücken des Knies nach hinten verhindert).

B. **Wirkung der Muskeln auf die Knochen.** Durch die Kontraktion eines Muskels werden seine Insertionspunkte gegeneinander verschoben. Wirksam kann daher nur ein Muskel sein, dessen Insertionspunkte gegeneinander verschiebbar sind.

Die Verschiebungsrichtung fällt nicht immer mit der Zugrichtung des Muskels zusammen, weil die Insertionspunkte nicht frei gegeneinander beweglich sind, sondern die Richtung ihrer Bewegung gegeneinander vorgeschrieben ist durch die Beschaffenheit des Gelenkes.

Liegen z. B. die beiden Insertionspunkte an zwei Knochen, die durch Kugelgelenk verbunden sind, und denkt man sich den einen Knochen feststehend, so kann der Insertionspunkt des anderen nur Orte einnehmen, die alle auf einer Kugelfläche liegen. Sind die Knochen durch ein Scharniergelenk verbunden, so bewegt sich der beweglich gedachte Insertionspunkt sogar nur auf einem Kreise.

Durch die Kontraktion werden die Insertionspunkte einander genähert, falls die Muskelfasern gerade ausgestreckt sind zwischen den Insertionspunkten.

Sind die Muskeln nicht gerade ausgestreckt zwischen den Insertionspunkten, sondern bewegen sie sich über eine rollenartige Vorrichtung, so kann bei der Kontraktion der eine Insertionspunkt vom anderen sogar entfernt werden. Das ist z. B. der Fall beim Musculus trochlearis, dessen Insertion am Augapfel von der Insertion an der Opticusscheide bei der Kontraktion entfernt wird, weil die Trochlea als Rolle dient.

Der Muskel wirkt bloß dann mit seiner vollen Kraft auf seine Insertionspunkte bewegend, wenn diese Punkte sich in der Längsrichtung der Fasern bewegen können. In allen anderen Fällen wirkt nur ein Teil der Muskelkraft bewegend, der gefunden wird durch Zerlegung der Kraft in Komponenten nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte.

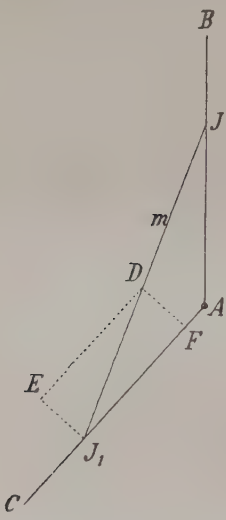


Fig. 12.

Beispiel: In Fig. 12 bedeuten A B und A C zwei Knochen, die im Scharniergelenke A um eine in A senkrecht auf der Ebene der Zeichnung stehende Achse beweglich sind. J und J_1 sind die Insertionspunkte einer Muskelfaser m, deren Kontraktion den Punkt J_1 in der Richtung senkrecht auf A C bewegen würde (J ist feststehend gedacht). Die Kraft des Muskels sei dargestellt durch die Länge der Linie J_1 D. dann findet man den bewegend auf J_1 wirkenden Kraftanteil, wenn man J_1 D nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte zerlegt in die Komponente J_1 F und die darauf senkrechte J_1E. J_1E gibt die Größe der Kraft an, die bewegend auf J_1 wirkt.

Bei einem Kugelgelenk zerlegt man die Muskelkraft in zwei Komponenten, die in die Ebene fallen, die durch die Zugrichtung des Muskels und den Mittelpunkt der Kugel gelegt ist. Die eine der Komponenten, die wirksame, liegt in der Bewegungsrichtung des beweglich gedachten Insertionspunktes, die andere steht senkrecht darauf.

Wirken auf einen Punkt eines beweglichen Knochens zwei oder mehrere Muskeln, so wird für jeden einzelnen erst die wirksame Kraftkomponente gesucht, und aus den erhaltenen einzelnen Kraftkomponenten eine einzige Resultierende nach dem Gesetz des Parallelogramms der Kräfte konstruiert.

Für die Beurteilung der in Wirklichkeit vorkommenden Bewegungen muß übrigens bedacht werden, daß nicht der eine Insertionspunkt eines Muskels fest steht, der andere nur beweglich ist, sondern daß beide beweglich sind. Die infolgedessen tatsächlich resultierenden Bewegungen sind jedoch leicht aus einfachen mechanischen Prinzipien verständlich, ebenso die Wirkungen von Muskeln, die über zwei und mehrere Gelenke verlaufen.

Synergeten heißen Muskeln, die gleichsinnig, Antagonisten solche, die entgegengesetzt bewegend auf einen Punkt wirken.

Die Bewegungen der Knochen lassen sich im übrigen nach den Hebelgesetzen zergliedern, da alle beweglichen Knochen als ein- oder zweiarmige Hebel angesehen werden können.

Hebelarm der Kraft und der Last ist die Entfernung der Gelenkachse von der Richtung, in der die Kraft und die Last wirken.

Die Hebelarme der Kraft sind in unserem Körper meist kleiner als die Hebelarme der Last. Diese Anordnung ist aber nicht ungünstig, weil dadurch die Bewegungen an Geschwindigkeit gewinnen, wenn auch auf Kosten der Kraft.

Während der Bewegung des beweglich gedachten Knochens ändert sich häufig die Größe des Hebelarms der Kraft oder des Hebelarms der Last.

Von Interesse sind Verkleinerungen des Hebelarms der Last während der Bewegung, weil dabei der Muskel Arbeit leistet nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung (siehe S. 151). Eine unter Entlastung des Muskels stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers aus der Kniebeuge. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung der Kniegelenkachse von der Schwerlinie des Körpers, d. i. dem Lote, das von dem über dem Promontorium gelegenen Schwerpunkte aus gefällt ist. Die Entfernung wird um so kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung annähernd Null. Die Zugrichtung des Quadriceps, der die Streckung im Knie bewirkt, behält aber während der Bewegung annähernd die gleiche Entfernung von der Kniegelenkachse bei.

§ 2. Stehen, Gehen, Laufen.

Die gewöhnliche aufrechte Haltung (Stehen) und die gewöhnlichen Ortsbewegungen in der Ebene (Gehen, Laufen) haben bei allen Menschen eine typische Form, weil ihnen ein gemeinsames Prinzip, nämlich das der geringsten Muskelanstrengung, zu Grunde liegt. Wir sind gewohnt, so zu stehen und uns so zu bewegen, daß die Muskeln dabei so wenig wie möglich angestrengt werden.

Die Koordination und die Bewegungsregulierung der beim Stehen und bei den Ortsbewegungen beteiligten Muskeln werden von nervösen Zentren bewirkt, die im Gehirn liegen (siehe S. 192).

Aufrechtes Stehen ist die Stellung des Körpers, bei der sein Schwerpunkt senkrecht über der von beiden Füßen gebildeten Unterstützungsfläche liegt, und bei der die Glieder so gegeneinander fixiert sind, daß ihre Längserstreckungen annähernd senkrecht gerichtet sind.

Die Unterstützungsfläche ist eine Fläche, die von den äußeren

Fußrändern und den Fußballen umgrenzt wird. Der Schwerpunkt des Körpers liegt bei aufrechter Stellung etwas vor dem Promontorium der Wirbelsäule.

Die Muskeln, die beim ungezwungenen Stehen die Fixation der Glieder durch ihre Kontraktion bewirken, sind im wesentlichen nur:

1. Der Gastrocnemius und der Soleus, deren Anspannung verhindert, daß der Körper vornüber fällt durch Beugung der Unterschenkelknochen gegen den Fuß im Sprunggelenk.

Die Auswärtsstellung der Füße begünstigt die Haltung der Unterschenkel gegen die Füße im Sprunggelenk, weil bei Auswärtsstellung der Füße die beiden Gelenkachsen nicht in eine Richtung fallen, sondern nach vorne konvergieren. Dadurch wird eine gleichzeitige Rotation um beide Achsen ohne Stellungsveränderung der Beine unmöglich.

2. Die Nackenmuskeln, deren Anspannung ein Vornübersinken des Kopfes (Sinken des Kinns auf die Brust, wie im Schlafe) verhindert.

3. In geringem Maße sind noch die Hals- und Lendenmuskeln angespannt, die eine Verbiegung der Hals- und Lendenwirbelsäule verhindern.

Im übrigen werden die Glieder gegeneinander festgehalten durch Bänder und zwar:

1. durch die Ligamenta ileofemoralia superiora (Ligamenta Bertini), die verhindern, daß der Rumpf nach hinten überfällt durch Drehung in beiden Hüftgelenken;

2. durch die Ligamenta cruciata posteriora der Kniegelenke, die bei gestrecktem Kniegelenk verhindern, daß der Rumpf und die Oberschenkel zusammen durch Drehung in den Kniegelenken nach vorne überfallen.

Die Wirkung der Bänder soll noch unterstützt werden durch den Muskelzug der Rumpfbeuger und des Gastrocnemius.

Die Arme hängen schlaff am Rumpfe herab, bedürfen also keiner Mechanismen zur Fixation.

Ortsbewegungen in der Ebene.

Bei Betrachtung der Ortsbewegungen können Kopf und Rumpf mit den daran hängenden Armen als ein auf den Beinen gestützter und in den Hüftgelenken balancierender Körper angesehen werden.

Jede Vorwärtsbewegung kommt so zu stande, daß abwechselnd ein Bein den Oberkörper stützt und vorwärts stemmt, das andere leicht gebeugt von hinten nach vorne schwingt.

Damit ein Bein schwingen kann, wird es durch leichte Beugung im Hüft-, Knie- und Fußgelenk etwas gehoben, während das andere den Körper

stützt. Das gehobene Bein schwingt dann von hinten nach vorne und wird nach der Schwingung vorne auf den Boden aufgesetzt; an der Schwingung ist nur zu Anfang und zu Ende Muskeltätigkeit beteiligt, im übrigen schwingt das Bein pendelartig ohne Muskelanstrengung.

Der Oberkörper ist bei den Ortsbewegungen etwas nach vorne geneigt, und zwar umsomehr, je größer die Bewegungsgeschwindigkeit ist.

Beim **Gehen** wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine auf dem Boden aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt. Beim **Laufen** wechselt ein Zeitraum, in dem kein Bein auf dem Boden aufsteht, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt.

Der Vorgang vom Beginn der Schwingung des einen Beines bis zum Beginn der nächsten Schwingung des anderen Beines wird Schritt genannt. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist umso größer, je größer die Schrittzahl (resp. je kleiner die Schrittdauer) und die Schrittlänge ist. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen beschränkt — sie beträgt höchstens 2,5 m in 1 Sek. — weil wegen des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Schrittlänge und Schrittzahl ein gewisses Maß nicht übersteigen können. Beim Laufen kann die Bewegungsgeschwindigkeit größer als beim Gehen gemacht werden, weil die Schrittlänge und die Schrittzahl wegen des gleichzeitigen Schwingens beider Beine größer werden können.

Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen umso größer, je niedriger die Schenkelköpfe getragen werden.

Gleichzeitig mit den Bewegungen der Beine findet ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme statt.

Die abwechselnden Hebungen und Senkungen des Körperschwerpunkts sind beim Gehen gering (etwa 4 cm).

Die Arbeitsleistung des Körpers beim Gehen in der Ebene beträgt pro Schritt etwa 2 Kilogrammeter, beim Lauf mehr; es ist dies allerdings keine bleibende Arbeit, weil bei jedem Schritte die Erhebung des Körpers gleich wieder rückgängig gemacht wird.

§ 3. Stimm- und Sprachbildung.

1. Stimmbildung.

Der Kehlkopf mit den Stimmbändern bildet eine Zungenpfeife mit membranösen Zungen. Bei der Stimmbildung werden die Innenränder der Stimmbänder bis zur Berührung einander genähert und gespannt. Wenn nun die Exspirationsluft durch den Kehlkopf streicht, versetzt sie die Stimmbänder in Schwingungen. Durch die Schwingungen der Stimmbänder wird die Stimmritze abwechselnd geöffnet und wieder geschlossen, so daß die Exspirationsluft stoßweise aus dem Kehlkopf austritt. So entstehen Luftschwingungen,

die durch Resonanz im Lungenluftraum, im Mund und im Rachen verstärkt und von unserem Ohr als Schall empfunden werden.

a) Mechanismus der Stimmbandeinstellung.

Die Kehlkopfknorpel, die für die Stimmbandeinstellung in Betracht kommen, sind:

1. Der Ringknorpel, ein Knorpelring im oberen Ende der Tracheawand; er hat die Form eines Siegelrings, das Siegel nach hinten gerichtet (cr Fig. 13).

2. Der Schildknorpel (th) besteht aus zwei vorn unter rechtem Winkel zusammenstoßenden, senkrecht stehenden Platten, deren hinterer Rand oben in die großen, unten in die kleinen

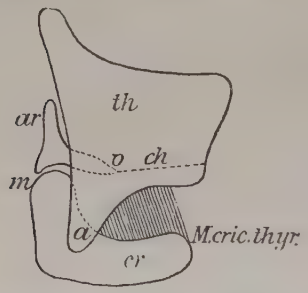


Fig. 13. Kehlkopf im Profil. th: Schildknorpel. a: Kleines Horn des Schildknorpels. ar: Gießbeckenknorpel. m: Processus muscularis. v: Processus vocalis. ch: Stimmband. cr: Ringknorpel.

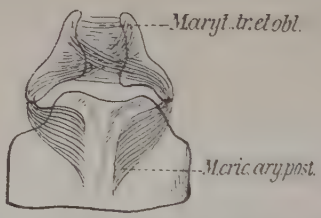


Fig. 14. Hintere Seite des Kehlkopfes, mit dem Musculus arytaenoideus transversus et obliquus und dem Musculus crico-arytaenoideus posticus.

Hörner (a) übergeht. Die Spitzen der kleinen Hörner sind gelenkig verbunden mit den Seitenflächen des Ringknorpels. Die Gelenkachse um die sich der Ringknorpel gegen den Schildknorpel in diesen gelenkigen Verbindungen dreht, ist horizontal von rechts nach links gerichtet.

3. Die Gießbecken- oder Stellknorpel (ar), zwei dreiseitige Pyramiden, deren Grundflächen gelenkig verbunden sind mit dem hinteren Teile des oberen Randes des Ringknorpels.

Die Stimmbänder sind faltige Vorsprünge der inneren Kehlkopfwand, die sich vorne an der Hinterwand des Schildknorpels, hinten an den Processus vocales, das sind die vorderen Spitzen der dreiseitigen Grundflächen der Gießbeckenknorpel, anheften. Bei ruhigem Atmen ist der Raum zwischen den Stimmbändern und den beiden Gießbeckenknorpeln, die Stimmritze, offen. Sie hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks (Glottis respiratoria, Fig. 15 I). Soll die Stimmritze zur Stimmbildung verengt werden, so müssen

die Gießbeckenknorpel einander bis zur Berührung genähert und die Stimmbänder gespannt werden.

A. Zum Verschluß der Stimmritze dienen:

1. Der Musculus arytaenoideus transversus und obliquus oder interarytaenoideus, der an der Hinterseite beider Stellknorpel inseriert und durch seine Kontraktion den hinteren Teil beider Stellknorpel medianwärts zieht (siehe Fig. 14 u. 15 II u. III).

2. Der Musculus crico-arytaenoideus lateralis beiderseits, der von der Seitenfläche des Ringknorpels nach hinten oben zum Processus muscularis (seitliche Spitze der Grundfläche des Stell-

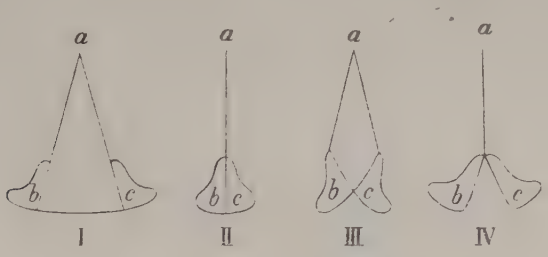


Fig. 13. Schema der Stimmbandeinstellung.
a: Vorderes Ende der Stimmbänder, b und c: Grundfläche der Gießbeckenknorpel. I: Ruhestellung. II: Die Gießbeckenknorpel sind einander genähert, die Stimmbänder zur Stimmbildung eingestellt. III: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. arytaen. transversus u. obliquus und des M. crico-arytaenoid. posticus. IV: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. crico-arytaenoid. lateralis.

knorpels) geht, und dessen Kontraktion den Stellknorpel so um eine vertikale Achse dreht, daß der Processus vocalis medianwärts bewegt wird.

Sein Antagonist ist der Crico-arytaenoideus posticus, der für sich allein den Processus vocalis nach außen bewegt, dagegen in Gemeinschaft mit dem Lateralis den ganzen Stellknorpel nach außen zieht, wodurch die Stimmritze geöffnet wird.

B. Zum Spannen der Stimmbänder dienen:

1. Der Musculus cricothyreoideus, der den vorderen Teil des Ringknorpels nach oben, den hinteren nach unten und hinten zieht, dadurch die hinteren Insertionspunkte der Stimmbänder von den vorderen entfernt und die Bänder spannt.

2. Der Musculus thyreo-arytaenoideus, der im Stimmband liegt und für sich allein als Antagonist des vorigen wirkt. Kontrahiert er sich mit dem vorigen zusammen, so wird er, mithin auch das Stimmband, stärker gespannt. Seine Kontraktion trägt bei zum Verschluß der Stimmritze, indem der leicht nach außen ge-

bogene Rand der Stimmbänder durch seine Kontraktion gerade gestreckt wird.

Innervation: Der Cricothyreoideus wird vom Nervus laryngeus superior, alle anderen Kehlkopfmuskeln werden vom Laryngeus inferior innerviert.

b) Höhe, Umfang und Klangfarbe der menschlichen Stimme.

Die **Tonhöhe** ist bei Zungenpfeifen abhängig von der Schwingungszahl der Zunge. Letztere aber hängt bei membranösen Zungen ab von ihrer Länge, Spannung und Dicke. Die Tonhöhe der menschlichen Stimme ist daher umso höher, je kleiner die Länge, je größer die Spannung und je geringer die Dicke der schwingenden Teile der Stimmbänder sind.

Die individuellen Verschiedenheiten der Höhe der Stimme beruhen auf Unterschieden in der Länge und Dicke der Stimmbänder. Die Stimmbänder sind beim Manne dicker und länger (18 mm lang) als bei der Frau (12 mm lang), daher hat der Mann eine tiefere Stimme als die Frau.

Kinder zeigen den durch das Geschlecht bedingten Unterschied der Stimme nicht. Der Stimmwechsel erfolgt beim Manne zur Zeit der Pubertät. Kastrierte Männer behalten die Kinderstimme bei.

Ein und dasselbe Individuum bringt verschieden hohe Töne hervor durch:

1. Veränderung der Spannung der Stimmbänder: diese kann bewirkt werden:

a) durch Veränderung des Kontraktionszustandes der spannenden Muskeln;

b) durch Veränderung der Stärke des anblasenden Luftstromes.

Je stärker der anblasende Luftstrom ist, desto mehr kommt nämlich den Stimmbändern eine etwas nach oben vorgebauchte Mittellage zu, die eine größere Spannung bedingt, als wenn die Bänder zwischen den Ansatzpunkten gerade ausgestreckt wären.

Die Stärke des anblasenden Luftstromes entspricht gewöhnlich einem Druck von 13—17 mm Quecksilbersäule.

2. Veränderung der Länge und Breite des schwingenden Teiles der Stimmbänder:

a) Aenderung der Länge des schwingenden Teiles geschieht durch festeres oder loseres Aneinanderpressen der Stellknorpel. Bei losem Verschluß schwingen die Ränder der Stellknorpel mit, bei festem Verschluß schwingen nur die eigentlichen Stimmbänder. Im ersteren Falle ist die schwingende Zunge länger als im zweiten.

b) Infolge von Besonderheiten der Kontraktion des Musculus thyreo-arytaenoideus kann bewirkt werden, daß der innerste schmale

Saum der Stimmbänder allein schwingt. Die Kleinheit des schwingenden Teiles bedingt große Höhe der Töne. Es geschieht das bei der sogenannten Fistel- oder Kopfstimme.

3. Veränderung der Dicke der Stimmbänder.

Fasern des Musculus thyreo-arytaenoideus, die vertikal verlaufen, nähern durch ihre Kontraktion die obere und untere Fläche der Stimmbänder einander und verändern so die Dicke der Stimmbänder.

Der **Umfang** der Stimme ist die Gesamtheit der Töne, die ein Individuum hervorbringen kann; er beträgt für gewöhnlich etwa zwei Oktaven. Die Lage der einzelnen Stimmen ist individuell verschieden. Die Töne liegen beim Baß zwischen E und f', beim Tenor zwischen c und c'', beim Alt zwischen f und f'', beim Sopran zwischen c' und c'''.

Die **Klangfarbe** der Stimme ist abhängig von der Zahl und Stärke der Obertöne, die den im Kehlkopf entstehenden Grundton begleiten, ferner von beigemischten Geräuschen.

Bei der Bruststimme findet Resonanz vorwiegend im Thorax statt, sie enthält die tiefen Töne; bei der Kopf- oder Fistelstimme findet Resonanz vorwiegend in den oberen Lufträumen (Mund, Rachen und Nase) statt, sie enthält die hohen Töne. Die Resonanz hat nur Einfluß auf die Klangfarbe und die Stärke, nicht auf die Höhe der Stimme.

2. **Sprache.**

Die Sprachlaute sind Exspirationsgeräusche, die in der Mund- oder Nasenhöhle und in der Rachenhöhle entstehen, bald mit, bald ohne Begleitung der Stimme.

Vokale sind Sprachlaute mit begleitender Stimme. Die Töne, die in Rachen- und Mundhöhle entstehend sich zu der Stimme gesellen und ihr den Vokalcharakter aufprägen, heißen Formanten der Vokale.

Jeder Vokal hat ein oder zwei charakteristische Formanten, die unabhängig von der Höhe der Stimme zu stande kommen. Diese Formanten sind nach Helmholtz: für u: f; für o: b'; für a: b'': für e: f'' und b'''; für i: f und d''''. Andere Autoren geben andere Formanten an.

Die Verschiedenheiten der Formanten sind bedingt durch Verschiedenheiten der Gestalt der Mund- und Rachenhöhle. Bei a hat die Mund- und Rachenhöhle die Gestalt eines vorne weit offenen Trichters, bei o und u die einer Flasche mit kurzem Hals, bei e und i die einer Flasche mit langem Hals.

Konsonanten sind Sprachlaute ohne begleitende Stimme: sie werden eingeteilt in:

1. Nasallaute: m, n, ng, entstehen bei verschlossener Mundhöhle, wenn die Luft durch die Nase streicht.

2. Verschlußlaute: b, p. d, t, g, k, entstehen bei Abschluß der Nasenhöhle, wenn in der Mundhöhle ein die Exspiration hemmender Verschluß gebildet oder aufgehoben wird.

3. Reibungslaute: w, v, f, s, l, ch, entstehen, wenn die Luft durch eine verengte Stelle der Mundhöhle streicht.

4. Zitterlaute: r, entstehen, wenn die Mundhöhlenwand an einer verengten Stelle durch die Exspirationsluft in zitternde Bewegung versetzt wird.

Nach der Stelle der Mundhöhle, wo der Verschluß oder die Verengerung gebildet wird, unterscheidet man labiale, dentale und gutturale Konsonanten.

h entsteht, wenn bei Abschluß der Nasenhöhle die Exspirationsluft ungehindert durch den offenen Mund streicht.

Kapitel XVII. Allgemeine Nervenphysiologie.

§ 1. Allgemeines über Bau und Funktion der Nervenelemente.

Das Nervensystem dient zur Leitung der Erregungen von den reizaufnehmenden Sinnesorganen zu den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen u. a.).

Das Nervensystem ist aufgebaut aus Neuronen: jedes Neuron besteht aus einer Nervenzelle und ihren Fortsätzen.

Die Nervenzellen sind durch ihre Fortsätze untereinander und mit den Sinnesorganen, den Muskelfasern und den Drüsenzellen verbunden. Man teilt die Fortsätze der Nervenzellen ein in:

a) Protoplasmafortsätze oder Dendriten, kurze Fortsätze, die sich vielfach teilen und bald an Dicke abnehmen;

b) Nervenfaser- oder Achsenzylinderfortsätze, auch Axone oder Neuriten genannt, die sich von den Protoplasmafortsätzen durch ihr hyalines glattrandiges Aussehen unterscheiden, und die in die Achsenzylinder der Nervenfasern übergehen.

Der Achsenzylinder der Nervenfaser behält in seinem oft langen Verlaufe gleichmäßige Dicke bei; an seinem Ende teilt er sich in ein feines Astwerk, das sogenannte Endbäumchen. Manche Achsenzylinder geben Seitenäste, Kollateralen ab, die auch Endverästelungen haben.

Die eigentlich nervösen, d. h. erregungsleitenden Gebilde des Nervensystems sind wahrscheinlich die feinen Neurofibrillen, die im

Achsenzylinder, vom Neuroplasma umgeben, in einem Bündel zusammenliegen, die auch das Protoplasma der Nervenzellen und der Dendriten durchsetzen, und die eine kontinuierliche Verbindung zwischen den Sinnesorganen einerseits und den Muskeln und Drüsen anderseits herstellen.

Die in den Nervenzellen gelegenen Leitungsorgane haben andere physiologische Eigenschaften, als die Leitungsorgane in den Nervenfasern. Man teilt dementsprechend die allgemeine Nervenphysiologie ein in:

1. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.
2. Allgemeine Physiologie der Nervenzellen.

Neuroglia, Nervenmark und Neurilemm sind Schutz- und Stützorgane für die eigentliche Nervensubstanz.

§ 2. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.

1. Die Erregung und Erregungsleitung der Nerven.

Die Nervenfasern dienen dazu, Erregungen von dem einen Endorgan, dem Aufnahmeorgan (Sinnesorgan oder Nervenzelle) zu dem anderen Endorgan, dem Erfolgsorgan (Muskel, Drüsenzelle oder andere Nervenzelle) durch sich hindurch zu leiten.

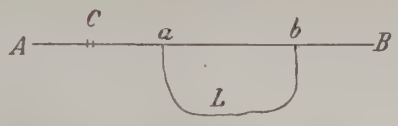


Fig. 16.

Die Erregung des Nerven erfolgt normal vom Aufnahmeorgan aus, kann aber auch an jeder Stelle des Nerven durch künstliche Reize bewirkt werden.

Die Natur des Erregungsvorgangs und der Erregungsleitung ist unbekannt. Die einzige Erscheinung der Erregung, die bisher am erregten Nerven selbst beobachtet ist, ist eine elektrische. In Erregung befindliche Stellen der Nerven verhalten sich elektrisch negativ gegen unerregte. Diese Erscheinung beweist, daß chemische Veränderungen in der Nervenfaser bei der Erregung vor sich gehen; ihre Ursache und Bedeutung ist im übrigen aber unbekannt.

Legt man einem Nerven A B (Fig. 16) an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C etwa mit einem Induktionsstrom, so geht kurze Zeit darauf, wenn die Erregung bis a geleitet ist, ein elektrischer Strom durch L von b nach a; ist die Erregung in a erloschen, aber in b noch vorhanden, so geht der Strom

durch L nun von a nach b. Diese Ströme heißen **Aktionsströme.** Sie haben einen schnellen Verlauf und folgen schnell aufeinander; sie sind nachzuweisen mit sehr schnell reagierenden Instrumenten (Kapillarelektrometer oder Saitengalvanometer).

Schneidet man einen Nerven quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt **(Ruhestrom des Nerven).** An der Schnittfläche fängt der Nerv nämlich an abzusterben und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Nerven hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine **„negative Schwankung"** des Ruhestroms ein.

Sonst ist die Nervenerregung nur zu erkennen an dem Erfolg, den die Erregungsübertragung auf das Erfolgsorgan hat (Muskelkontraktion bei motorischen, Sinnesempfindung bei sensiblen Nerven).

2. Gesetze der Erregungsleitung.

a) Isolierte Leitung. In einem aus mehreren Fasern bestehenden Nervenstamm geht die Erregung einer Faser nicht auf die anderen über.

b) Die Erregungen werden in Nervenfasern mit gleichbleibender Intensität und Frequenz geleitet.

c) Doppelsinnige Leitung. Ein Nerv, der an einer Stelle von einem künstlichen Reiz getroffen wird, leitet die Erregung nicht nur in der Richtung, in der die Erregungsleitung unter physiologischen Verhältnissen erfolgt, sondern auch in umgekehrter Richtung.

Der zum Musculus gracilis des Frosches tretende Nerv teilt sich gabelförmig in zwei Aeste, von denen der eine die obere, der andere die untere Hälfte des Muskels innerviert. In der Gabelung teilen sich die Achsenzylinder der einzelnen Fasern, so daß jeder Achsenzylinder sowohl in den oberen als in den unteren Teil des Muskels einen Ast abgibt. Halbiert man den Muskel durch Querschnitt, ohne die Nervengabel zu verletzen, und reizt man dann nur den einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Muskelhälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur zentrifugal, sondern auch zentripetal und dann in dem anderen Ast wieder zentrifugal.

Die elektrischen Phänomene der Erregung breiten sich entsprechend der doppelsinnigen Leitung nach künstlicher Reizung beiderseits vom Reizorte aus.

d) Geschwindigkeit der Erregungsleitung. Im zimmerwarmen Froschnerven legt die Erregung eine Strecke von 27 m in 1 Sek. zurück, in menschlichen markhaltigen Nerven etwa 120 m.

Bei manchen marklosen Nerven ist die Geschwindigkeit der Erregungsleitung aber viel kleiner, z. B. beim Olfactorius des Hechtes nur 20 cm in 1 Sekunde.

Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven reizt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates zweimal, das erste Mal an

einem dem zugehörigen Muskel möglichst nahen Orte, das zweite Mal möglichst weit vom Muskel entfernt, und bestimmt in beiden Fällen die Latenzzeit, d. i. die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Kontraktion. Am besten geschieht das mit der graphischen Registrierung der Kontraktion. Die Latenzzeit ist bei Reizung der entfernten Stelle größer als bei Reizung der dem Muskel nahen Stelle. Der Unterschied der Latenzzeiten ist die Zeit, in der der Reiz die Strecke des Nerven zwischen den zwei Reizorten durchläuft. Man rechnet aus diesen Daten aus, welche Strecke der Reiz in einer Sekunde durchlaufen würde.

Nach ähnlichem Prinzip sind auch bei lebenden Menschen Messungen angestellt worden.

3. Die erregenden und erregbarkeitändernden Einflüsse.

Die erregenden Einflüsse bewirken in vielen Fällen auch Aenderungen der Erregbarkeit und Leitfähigkeit.

1. Mechanische Einflüsse. Drücken, Durchschneiden erregt den Nerven, vernichtet zugleich aber auch meist die Erregbarkeit und Leitfähigkeit der betroffenen Stelle.

2. Thermische Einflüsse. Temperaturen über 45 ° C. und unter der Gefriertemperatur vernichten die Erregbarkeit und Leitfähigkeit. Innerhalb des Bereiches der unschädlichen Temperaturen ist die Erregbarkeit und Leitungsgeschwindigkeit umso größer, je höher die Temperatur ist. Erregend wirken nur plötzliche starke Temperaturerhöhungen, z. B. Berühren des Nerven mit einer glühenden Nadel.

3. Chemische Einflüsse. Diese sind einzuteilen in:

a) solche, die die Erregbarkeit und Leitfähigkeit vernichten, ohne erst zu erregen, z. B. Säuren, Ammoniak;

b) solche, die erst erregen, dann lähmen; z. B. konzentrierte Salzlösungen (besonders Baryumsalze), Glyzerin.

Hier sind auch die narkotischen Mittel zu erwähnen, die dadurch ausgezeichnet sind, daß die von ihnen hervorgerufene Lähmung wieder durch Entfernen des Mittels aufzuheben ist, falls ihre Einwirkung keine übermäßige war. Narcotica sind:

1. Manche Alkaloïde (z. B. Morphium), die wahrscheinlich vermöge ihrer basischen Natur durch direkte chemische Veränderungen der Nervensubstanz lähmend wirken.

2. Stoffe von sehr verschiedenen chemischen Eigenschaften, die aber alle in dem Gemisch der Zelllipoïde (Cholesterin und Lecithin) löslich sind, die deshalb durch Osmose in die Nerven eindringen und physikalische Zustandsänderungen hervorrufen, welche die Lähmung zur Folge haben. Hierher gehören z. B. Kohlensäure, Alkohol, Aether, Chloroform und noch andere organische Verbindungen.

Läßt man auf eine Stelle eines motorischen Nerven manche Narcotica, z. B. Kohlensäuregas einwirken, so wird sie unerregbar gegen elektrischen Reiz, aber nicht leitungsunfähig, denn wenn man oberhalb der betreffenden Stelle reizt, wird die Erregung doch zum Muskel geleitet.

4. Elektrische Einflüsse.

a) Erregung der Nerven durch den elektrischen Strom.

Der elektrische Strom wirkt erregend nur, wenn er in der Längsrichtung, nicht wenn er quer durch die Nervenfasern geht, und zwar erfolgt die Erregung:

bei der Schließung an der Kathode,

bei der Oeffnung an der Anode.

Wenn man nämlich durch den Nerven N (Fig. 17) eines Nervmuskelpräparates einen Strom leitet, der bei + eintritt, bei — austritt, und nun die Latenzzeit der Schließungs- und Oeffnungszuckung bestimmt (in derselben Weise wie bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit, siehe S. 172), so ergibt sich, daß die Latenzzeit bei Schließung größer ist als bei Oeffnung. Läßt man den Strom in umgekehrter Richtung durch N gehen, so ist nun die Latenzzeit bei Schließung kleiner als bei Oeffnung. Der Unterschied der Latenzzeiten entspricht in beiden Fällen der Zeit, in der die Erregung durch das Nervenstück zwischen den beiden Elektroden geleitet wird. Dadurch ist bewiesen, daß die Erregung bei Schließung an der Kathode, bei Oeffnung an der Anode erfolgt.

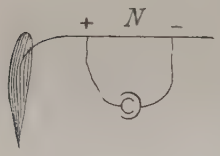


Fig. 17.

Während der Dauer des Stromes erfolgt beim motorischen Nerven in der Regel keine an der Kontraktion des zugehörigen Muskels erkennbare Erregung, selten kommt ein Schließungstetanus und auch nach der Oeffnung ein Oeffnungstetanus vor. Bei sensiblen Nerven ruft der Strom aber, während er fließt, dauernd eine Sinnesempfindung hervor.

Diese Verschiedenheiten sind aber vielleicht nur durch verschiedenes Verhalten der Muskeln und der Nervenzellen gegen die zugeleiteten Erregungen bedingt.

Da also wenigstens bei der Erregung motorischer Nerven die Erregung weniger von der absoluten Stromstärke, als von der Schnelligkeit der Veränderung der Stromstärke abhängt, so erhält man hier keine Erregung, wenn man den Strom nicht plötzlich schließt und öffnet, sondern langsam entstehen und verschwinden läßt (Einschleichen und Ausschleichen des Stromes).

b) Elektrotonus.

Der konstante Strom versetzt während seiner ganzen Dauer den Nerven in einen, Elektrotonus genannten, Zustand veränderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit. An der Kathode tritt ein Zustand erhöhter Erregbarkeit, Katelektrotonus genannt, auf, an der Anode ein Zustand verminderter Erregbarkeit und Leitfähigkeit, Anelektrotonus genannt.

Die Erregbarkeitsänderungen, die der Strom an einer Elektrode bewirkt, werden untersucht, indem man den Nerven neben der Elektrode mit einem Reiz von gleichbleibender Stärke das eine Mal vor der Einwirkung

des konstanten Stromes, das zweite Mal während der Durchleitung reizt und zusieht, ob die erhaltene Erregung das zweite Mal größer oder kleiner ist als das erste Mal.

Gleich nach der Oeffnung des Stromes ist durch kurze Zeit hindurch umgekehrt an der Anode die Erregbarkeit erhöht, an der Kathode die Erregbarkeit und Leitfähigkeit herabgesetzt.

Mit Erregung verknüpft ist das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus, d. h. die Steigerung der Erregbarkeit.

c) Zuckungsgesetz.

α) Beim ausgeschnittenen Nerven.

Für den motorischen Nerven besteht folgende, durch Untersuchung an isolierten Nervmuskelpräparaten festzustellende Abhängigkeit der Erregung des Muskels von der Stärke und Richtung des durch den Nerven geleiteten Stromes.

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme bewirken nur Schließungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Die Oeffnungszuckung bleibt hier nämlich noch aus, weil das Verschwinden des Anelektrotonus ein schwächerer Reiz ist, als das Entstehen des Katelektrotonus.

Ströme von mittlerer Stärke bewirken Schließungs- und Oeffnungszuckung, einerlei wie der Strom gerichtet ist.

Bei mittelstarken Strömen kommt nämlich auch das Verschwinden des Anelektrotonus als Reiz hinzu.

Ein starker Strom bewirkt Schließungszuckung nur, wenn er absteigend, d. h. im Nerven vom Zentralorgan gegen den Muskel hin gerichtet ist, Oeffnungszuckung nur, wenn er aufsteigend, d. h. vom Muskel gegen das Zentralorgan hin gerichtet ist.

Bei starkem aufsteigenden Strom bleibt nämlich die Schließungszuckung aus, weil die Erregung von der Kathode nicht durch die im starken Anelektrotonus ganz leitungsunfähige Stelle an der Anode geleitet werden kann. Bei starkem absteigenden Strom bleibt die Oeffnungszuckung aus, weil die Erregung von der Anode nicht durch die unmittelbar nach der Oeffnung leitungsunfähige Stelle an der Kathode geleitet werden kann.

β) Bei dem in situ gelassenen Nerven.

Zur Untersuchung des Zuckungsgesetzes bei dem in situ gelassenen Nerven wird eine Elektrode auf die Haut über dem Nerven, die andere weit davon entfernt auf eine indifferente Hautstelle (im Rücken oder im Nacken) aufgesetzt. Erstere Elektrode heißt die differente, letztere die indifferente Elektrode. Die erhaltenen Zuckungen werden nach der differenten Elektrode benannt.

Die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme geben nur Kathodenschließungszuckung.

Mittelstarke Ströme geben außerdem noch Anodenschließungs- und Anodenöffnungszuckung.

Starke Ströme schließlich geben auch noch Kathodenöffnungszuckung.

Die Abweichung dieser Zuckungsformel von der für den ausgeschnittenen Nerven geltenden beruht darauf, daß der Nerv in situ nicht nur in einer Richtung durchströmt wird, sondern daß er von Stromschleifen zu beiden Seiten der differenten Elektrode in verschiedener Richtung durchsetzt wird.

Ein Strom, der durch eine Strecke eines markhaltigen Nerven geleitet wird, breitet Stromschleifen im ganzen Nerven aus, auch außerhalb der Strecke zwischen den Elektroden. Wenn man an eine andere Nervenstrecke außerhalb jener Strecke die Enden eines Leiterkreises anlegt, geht durch diesen Leiterkreis infolge der Stromverzweigung ein Strom hindurch. Diese Erscheinung hat insofern physiologisches Interesse, als die Stromverzweigung bedingt ist durch eine eigenartige Polarisierbarkeit der lebenden Nervenfasern. Die Stromschleifen lassen sich nicht mehr nachweisen im abgestorbenen Nerven. Man bezeichnet diese Erscheinung als physikalischen Elektrotonus im Gegensatz zum physiologischen Elektrotonus (d. i. die Erregbarkeitsänderung).

Der elektrische Leitungswiderstand der Nerven ist in der Faserrichtung 2 ½ Millionen mal, in querer Richtung 12 ½ Millionen mal so groß wie der des Quecksilbers.

5. Die Erregbarkeit und Leitfähigkeit hängt außerdem noch von den normalen Lebensbedingungen ab. Nicht nur aus dem Körper ausgeschnittene Nervenfasern verlieren allmählich ihre Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit, sondern auch solche, die durch Schnitt oder krankhaften Prozeß den normalen Zusammenhang mit ihrer Nervenzelle verloren haben. Der Nerv stirbt dann ab, was sich anatomisch durch Schwund des Achsenzylinders und Nervenmarks, und Ersatz derselben durch Bindegewebe äußert. Zuweilen folgt auf die Degeneration eine Regeneration der Nervenfaser von dem mit der zugehörigen Zelle noch zusammenhängenden Stumpf aus.

Eine Veränderung der Erregbarkeit des Nerven durch Ermüdung hat sich bisher noch nicht mit Sicherheit nachweisen lassen.

Ueber die besondere chemische Zusammensetzung der eigentlichen nervösen Substanz der Nervenfasern ist nichts bekannt. Sauerstoffzufuhr ist zur Erhaltung der Erregbarkeit des Nerven notwendig, im übrigen haben sich Stoffwechselvorgänge weder im ruhenden noch im erregten Nerven nachweisen lassen. Jedenfalls ist der Stoffumsatz auch im erregten Nerven ein sehr geringer, da die Nerven nicht nachweislich ermüden, und da die Blutzufuhr wegen der Gefäßarmut nur spärlich sein kann.

Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenfasern ist die Anwesenheit von Natriumionen erforderlich.

4. Der Erfolg der Erregungsleitung.

Die Art des Erfolgs der Erregungsleitung im Erfolgsorgan hängt nicht ab von der Art der Reizung, sondern von der Natur

des Erfolgsorgans; z. B. bringt jeder wirksame Reiz beim motorischen Nerven nur Muskelkontraktion, beim sekretorischen Nerven nur Sekretion, bei einem sensiblen Nerven eine Sinnesempfindung hervor und zwar im letzteren Falle nur diejenige Art von Sinnesempfindung, die für die betreffende Sinneszelle spezifisch ist.

Die Nervenfasern werden, je nach der Richtung, in der sie normal leiten, eingeteilt in:

1. zentrifugale (motorische, sekretorische, hemmende) führen von einer Nervenzelle zu einem peripheren Organ;

2. zentripetale (sensible, reflektorisch wirksame) führen von einem Sinnesorgan zu einer Nervenzelle;

3. interzentrale führen von einer Nervenzelle zu einer anderen.

§ 3. Allgemeine Physiologie der Nervenzelle.

Die nervösen Funktionen der Nervenzelle kommen wahrscheinlich nur den darin befindlichen Neurofibrillen zu, während der Kern und das undifferenzierte Protoplasma nur trophische Funktionen haben dürften.

Man hat nämlich noch Erregungsleitung durch Nervenzellen beobachtet, bei denen der kernhaltige Teil entfernt oder abgestorben war.

Die trophische Wirkung der Nervenzelle geht daraus hervor, daß von der Zelle abgetrennte Nervenfasern, in manchen Fällen sogar die von ihnen versorgten Organe (Muskeln) absterben und degenerieren. Gewisse Degenerationserscheinungen treten nach Durchschneiden von Nervenfasern freilich auch in den zugehörigen Nervenzellen auf.

Die Nervenzelle ist erregbar. Ihre physiologische Erregung kommt auf zweierlei Art zu stande:

1. Der Reiz entsteht durch Vorgänge in der Zelle selbst: Automatische Erregung der Zelle.

Man unterscheidet eine tonische und eine rhythmische Automatie, je nachdem das Organ, dem die Erregung von der Nervenzelle aus zugeleitet wird, in dauernde oder in periodische Erregung gerät.

Z. B. wirkt erregend auf die Zellen des Atemzentrums Anhäufung von Kohlensäure und Mangel an Sauerstoff, das sind Bedingungen, die die Zelle selbst durch ihren Stoffwechsel schafft. Die Automatie des Atemzentrums ist rhythmisch. Auch das Gefäßnervenzentrum wird durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel erregt; seine Automatie ist tonisch.

Bei künstlicher Reizung zeigen die Nervenzellen vielfach in hohem Maße das Phänomen der Reizsummation, d. h. sie sind weniger leicht durch einen einmaligen, wenn auch starken Reiz zu erregen, als durch mehrere aufeinanderfolgende schwächere Reize. — Ein einmaliger Reiz vermag bei der Nervenzelle oft eine lang anhaltende Erregung hervorzurufen.

2. Der Reiz wird durch eine Nervenfaser der Zelle zugeleitet.

Da der Reiz nun von dieser Zelle auf ihren Achsenzylinder weitergeleitet wird, so erfolgt Leitung von einer Nervenfaser zur anderen durch die Nervenzelle hindurch. Die Leitung durch die Zelle unterscheidet sich von der Leitung nur durch die Fasern in folgendem:

a) die Zelle vermag die Reize selbständig zu modifizieren und zwar:

α) hinsichtlich der Intensität; sie kann die Reize verstärkt oder geschwächt weiterleiten oder ganz unterdrücken;

β) hinsichtlich der Frequenz der Reizfolge.

Z. B. stehen die Reize, die bei ausgebreiteten Reflexen (siehe S. 184) den Muskeln zugeleitet werden, hinsichtlich ihrer Stärke und Frequenz in keiner einfachen Beziehung zur Stärke und Frequenz der den Reflex auslösenden Sinnesreize.

b) Die Leitung ist nicht doppelsinnig, sondern geht nur in einer Richtung vor sich.

Im Rückenmark geht z. B. bei Reflexen die Leitung durch Zellen wohl von zentripetalen auf zentrifugale Fasern über, aber nie umgekehrt; nach Reizung von motorischen Wurzeln gelingt es nicht, in den sensiblen die für die Erregung charakteristischen elektrischen Erscheinungen nachzuweisen.

c) Die Geschwindigkeit der Leitung durch Zellen ist viel kleiner als die durch Fasern (siehe Reflexzeit S. 185).

Die chemischen Prozesse, die sich in den ruhenden und erregten Nervenzellen abspielen, sind uns noch nicht bekannt. Sie sind sehr viel intensiver als in den Nervenfasern; dies geht aus der Tatsache hervor, daß nur kurze Hemmung der normalen Blutzufuhr schon schädigend wirkt. Tod des Nervensystems durch Erstickung tritt z. B. bei Warmblütern schon in wenigen Minuten ein. — Ein Einfluß der geistigen Arbeit auf den Gesamtstoffwechsel des Organismus hat sich freilich bisher nicht nachweisen lassen.

Die Nervenzellen ermüden auch leicht, und sind empfindlicher gegen die Einwirkung von Giften als die Nervenfasern. — Für die Erhaltung der Erregbarkeit der Nervenzellen ist die Anwesenheit von Natrium- und Calciumionen erforderlich.

Vom physiologischen Standpunkte betrachtet sind die einzelnen Leitungsvorgänge durch Zellen nur verschieden durch die Zahl der von der Erregung durchlaufenen Nervenzellen und durch die Modifikationen der Erregungen in den Zellen. Vom psychologischen Standpunkte betrachtet, sind dagegen die Leitungsvorgänge durch Nervenzellen einzuteilen in:

1. Erregungsleitungen durch Zellen, die ohne Begleitung von Bewußtseinsvorgängen erfolgen. Hierher gehört der **Reflex**, d. i. Uebertragung einer Erregung von einer zentripetalen Faser auf eine zentrifugale durch das Zentrum hindurch, die ohne Mitwirken von Bewußtseinsvorgängen erfolgt, ja sogar gegen den Willen geschehen kann.

Die Reflexe teilt man nach dem Effekt in dem Endorgan des zentrifugalen Nerven ein in reflektorische Bewegungen, reflektorische Sekretionen, und reflektorische Hemmungen der Tätigkeit des Endorgans.

2. **Psycho-physische Prozesse,** das sind solche Vorgänge, die von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind. Die Erregungsübertragung von sensiblen Nervenfasern auf motorische durch das Zentralnervensystem hindurch, die willkürlich erfolgt, wird im Gegensatz zum Reflex „gewollte Reaktion" genannt.

Es gibt aber auch Erregungsübertragungen, die zwar von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind, die aber doch unwillkürlich erfolgen, z. B. die Ausdrucksbewegungen der Affekte. Diese bilden ein Zwischenglied zwischen Reflex und gewollter Reaktion.

Das Nervenendorgan der motorischen Nerven in den Muskelfasern steht in physiologischer Hinsicht den Nervenzellen nahe. Es ermüdet nicht bloß leichter als der Nerv, sondern auch als der Muskel; es ist besonders empfindlich gegen manche Gifte (Curare); es leitet die Erregung nur in einer Richtung, nämlich vom Nerv zum Muskel, nicht umgekehrt, und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ist in demselben klein; die Uebertragung der Erregung durch das Endorgan erfolgt in einer Zeit von etwa 0,002 Sek. — Für die Erhaltung der Leitfähigkeit des Endorgans ist die Anwesenheit von Calciumionen erforderlich.

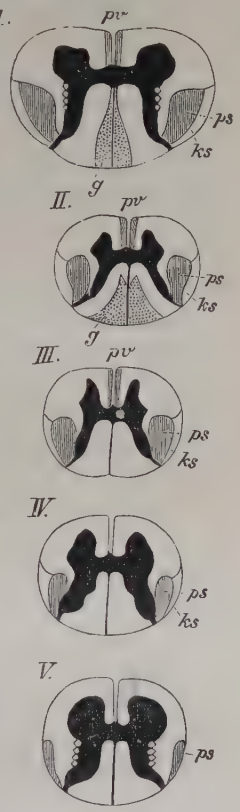


Fig. 18. Schematische Darstellung der Querschnitte der Rückenmarksstränge in verschiedenen Höhen. (Nach Flechsig.)
I: Höhe d. 6. Cervikalwurzeln.
II: „ „ 3. Brustwurzeln.
III: „ „ 6. „
IV: „ „ 12. „
V: „ „ 4. Lendenwurzeln.

Kapitel XVIII. Rückenmark.

Anatomische Vorbemerkung.

Der zylinderförmige Strang des Rückenmarks besteht aus einer Säule grauer Substanz, die von einem Mantel weißer Substanz umgeben ist. Auf dem Querschnitt zeigt die graue Substanz die Gestalt eines H.

Durch die graue Substanz wird jede Hälfte der weißen Substanz in drei Stränge geteilt: Vorderstrang, Seitenstrang und Hinterstrang. Zwischen Vorder- und Seitenstrang treten die vorderen Wurzeln der peripheren Nerven aus, zwischen dem Seiten- und Hinterstrang die hinteren. In jedem der drei Stränge lassen sich noch mehrere gesonderte Bündel unterscheiden (vergl. Fig. 18):

1. Im Vorderstrang:
   a) Pyramidenvorderstrang (p v),
   b) Vorderstranggrundbündel.
2. Im Seitenstrang:
   c) Pyramidenseitenstrang (p s),
   d) Kleinhirnseitenstrang (k s), dessen vorderster Teil Gowersscher Strang heißt.
   e) Seitenstranggrundbündel.
3. Im Hinterstrang:
   f) Gollscher Strang (g),
   g) Burdachscher Strang oder Keilstrang.

Die weiße Substanz enthält markhaltige Nervenfasern, die graue vorwiegend Nervenzellen.

Die Funktionen des Rückenmarks bestehen in Erregungsleitungen durch Fasern und Zellen, die in drei Hauptgruppen einzuteilen sind:

1. Leitung auf langen zentrifugalen Bahnen aus dem Gehirn durch das Rückenmark zu peripheren zentrifugalen Nerven.

2. Leitung auf langen zentripetalen Bahnen aus den peripheren zentripetalen Nerven durch das Rückenmark zum Gehirn.

3. Leitung auf kurzen Bahnen aus peripheren zentripetalen Nerven durch das Rückenmarkgrau zu peripheren zentrifugalen Nerven: Rückenmarksreflexe.

§ 1. Die langen zentrifugalen Bahnen.

Hierher gehören:

1. Motorische Bahnen, welche die peripheren motorischen Nerven mit der Großhirnrinde verbinden. Sie vermitteln die Erregungsleitung bei willkürlichen Bewegungen.

Sie werden gebildet von den Fasern der beiden Pyramidenstränge, den Vorderhornzellen und den vorderen Wurzeln.

Die Pyramidenstränge, die aus der Großhirnrinde kommen, geben in verschiedenen Höhen Fasern in das Rückenmarkgrau ab; daher nimmt der Querschnitt dieser Stränge nach unten ab. Die Endbäumchen der Pyramidenfasern legen sich an Vorderhornzellen an und zwar die der Pyramidenseitenstränge an Zellen derselben Seite, die der Pyramidenvorderstränge an Zellen der anderen Seite; die Pyramidenvorderstrangfasern kreuzen sich in der vorderen weißen Kommissur kurz vor der Endigung an Zellen.

Aus den Vorderhornzellen gehen die Achsenzylinderfortsätze in die vorderen Wurzeln über.

Pathologische Erfahrungen lehren, daß die beschriebenen Bahnen motorische sind. Es gibt Erkrankungen, die ausschließlich in motorischen

Lähmungen bestehen, und bei denen die Pyramidenstränge und Vorderhornzellen anatomisch nachweisbare Veränderungen erleiden (Schwund des Nervengewebes und Ersatz desselben durch Bindegewebe). Mit diesen Erfahrungen stimmen überein die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Faserverlaufes.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks durch Verletzung oder Erkrankung erhält man sekundäre Degeneration der Pyramidenstränge unterhalb des betroffenen Querschnitts. Da solche Nervenfasern degenerieren, die von ihren Zellen getrennt sind (siehe S. 177), so geht auch hieraus hervor, daß die Ursprungszellen der Pyramidenfasern im Gehirn liegen.

2. Motorische Bahnen, welche die peripheren motorischen Nerven mit Nervenkernen des Mittelhirns und Hinterhirns verbinden.

Anatomische Untersuchungen haben ergeben, daß z. B. aus dem roten Kern der Haube, der Formatio reticularis, dem Brückengrau, dem Deitersschen Kern des Kleinhirns, der Olive Fasern entspringen, die im Vorder- und Seitenstranggrundbündel des Rückenmarks verlaufen und sich mit Vorderhornzellen verbinden.

Die physiologische Bedeutung dieser Bahnen dürfte darin liegen, daß sie sich an der Erregungsleitung bei den von den Zentren des Mittelhirns und Hinterhirns vermittelten koordinierten reflektorischen Bewegungen und Bewegungsregulationen beteiligen (siehe S. 192).

3. Aus physiologischen Gründen sind auch Bahnen für die Hemmung der Rückenmarksreflexe anzunehmen. Diese Bahnen ziehen von der Rinde und den subkortikalen Ganglien des Großhirns zum Rückenmarkgrau; ihr anatomischer Verlauf ist im übrigen aber unbekannt.

4. Das Respirationsbündel, d. i. beiderseits ein Faserbündel, das vom Atemzentrum zu den Ursprungszellen der peripheren Atemnerven verläuft (siehe S. 66).

5. Die Bahnen der Gefäßnerven, und zwar:

a) Die Vasokonstriktorenbahnen gehen beiderseits vom Zentrum der Vasokonstriktoren in der Medulla oblongata größtenteils im Seitenstrange derselben Seite zu Rückenmarkszellen und von da in die vorderen Wurzeln (siehe S. 48).

b) Der Verlauf der Vasodilatatorenbahnen im Rückenmark ist noch nicht sicher bekannt; sie verlassen das Rückenmark teils in vorderen, teils aber auch in hinteren Wurzeln (siehe S. 49).

6. Die Bahnen für die sekretorischen Nerven der Schweißdrüsen sollen ähnlichen Verlauf wie die der Vasokonstriktoren haben.

§ 2. Die langen zentripetalen Bahnen.

Es sind Bahnen, die aus den hinteren Wurzelfasern teils direkt, teils durch zwischengeschaltete Zellen hindurch in die Goll-

schen Stränge, in die Kleinhirnseitenstränge und in Fasern übergehen, die zerstreut im Seitenstranggrundbündel verlaufen.

Die peripheren zentripetalen Fasern endigen zunächst in den Zellkörpern der Spinalganglien; von da gehen Fasern durch die hinteren Wurzeln in das Rückenmark und sondern sich hier hauptsächlich in zwei Gruppen:

1. Fasern, die, den Burdachschen Strang schräg durchsetzend, in den Gollschen Strang gelangen und in diesem nach oben bis in das Gehirn gehen;

2. Fasern, die mit Endbäumchen an Zellen des Rückenmarkgrau endigen. Die Neuriten dieser Zellen gehen:

a) teils zu den Kleinhirnseitensträngen derselben Seite und in diesen aufwärts zum Kleinhirn. Die Zellen dieser Neuriten liegen in den Clarkeschen Säulen, d. s. Zellenanhäufungen an der medialen Seite der Basis der Hinterhörner;

b) teils durch die graue oder weiße Kommissur auf die andere Seite und verlaufen dort aufwärts in Fasern des Seitenstranggrundbündels zerstreut. In letztere Bahnen sollen noch Zellen des Rückenmarkgrau in ihrem Verlaufe durch das Rückenmark aufwärts eingeschaltet sein.

Die Rückenmarksschwindsucht (Tabes dorsalis) ist eine Krankheit mit rein sensiblen Lähmungen, die durch Degeneration der hinteren Wurzeln und der Gollschen Stränge bedingt ist. Daraus geht hervor, daß die Gollschen Stränge sensible Bahnen sind.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt sekundäre Degeneration der Fasern der Gollschen und Kleinhirnseitenstrangbahnen oberhalb der betroffenen Stelle, also liegen die Ursprungszellen dieser Fasern unterhalb der Stelle.

Halbseitenläsion: Ist durch eine Verletzung genau eine Seitenhälfte des Rückenmarks quer durchtrennt, so findet sich unterhalb der verletzten Stelle:

1. motorische Lähmung fast nur auf der Seite der Verletzung; die verletzten motorischen Stränge des Rückenmarks liegen also auf derselben Seite wie die zugehörigen peripheren motorischen Nerven;

2. sensible Lähmung, und zwar:

a) Lähmung des Wärme-, Kälte- und Schmerzsinnes auf der entgegengesetzten Seite der Verletzung.

b) Lähmung des Muskelgefühles auf derselben Seite wie die Verletzung.

c) Lähmung des Tastsinnes teils auf derselben, teils auf der entgegengesetzten Seite.

Demnach verläuft die Bahn für das Muskelgefühl und ein Teil

der Bahn für den Tastsinn ohne Kreuzung im Rückenmark, d. h. in den nicht gekreuzten Bahnen der Gollschen und Kleinhirnseitenstränge, während die Bahnen für Temperatursinn, Schmerzsinn und der andere Teil der Bahn des Tastsinnes in den gleich nach dem Eintritt ins Rückenmark gekreuzten und danach in die Seitenstranggrundbündel übergehenden Bahnen liegen.

Die hier gegebene kurze Uebersicht über die zentripetalen Bahnen stellt zwar die bisher bekannten wesentlichsten Tatsachen im allgemeinen zutreffend dar, die Verhältnisse sind jedoch im einzelnen viel komplizierter, weil die langen Fasern im Rückenmark noch Aeste nach unten und nach der Seite abgeben, die im Grau endigen. So teilt sich jede der hinteren Wurzelfasern, die in die Hinterstränge eintreten, in zwei Längsäste; einen stärkeren aufsteigenden, der mit dem Gollschen Strang schließlich zum verlängerten Mark kommt, und einen schwächeren absteigenden, der nach kurzem Verlaufe im Grau endigt. Beide Längsäste geben in ihrem Verlaufe Seitenäste, Kollateralen, ab, die auch im Grau endigen. Die Zellen der grauen Substanz, zu denen die Enden des absteigenden Längsastes und der Kollateralen gehen, geben ihrerseits wieder Neuriten ab, die auch wieder unter Abgabe von Kollateralen entweder in lange Bahnen übergehen oder nach kürzerem Verlaufe im Grau endigen. So ergibt sich, daß streng genommen nicht eine so scharfe Trennung zwischen langen sensiblen Bahnen und den nun zu beschreibenden Reflexbahnen zu machen ist, wie sie in der vorliegenden Darstellung der Uebersichtlichkeit halber gemacht wurde.

§ 3. Reflexe des Rückenmarks.

Ueber das Wesen der Reflexe siehe S. 178.

Die hier zu beschreibenden Reflexe des Rückenmarks sind hauptsächlich reflektorische Bewegungen.

Die Reflexbahnen.

Man unterscheidet direkte und indirekte Reflexbahnen.

Die direkte und indirekte Reflexbahn wird veranschaulicht durch das Schema in Fig. 19. Hier sind bei a die motorischen Zellen und Wurzeln dargestellt, b ist eine Spinalganglienzelle mit hinterer Wurzel. Die sensible Kollaterale r legt sich direkt an eine motorische Zelle an: direkte Reflexbahn. Die sensible Kollaterale c verbindet sich dagegen erst mit der Zelle d, deren Achsenzylinderfortsatz durch die Kollateralen e, e, e mit motorischen Zellen in Verbindung tritt: indirekte Reflexbahn.

Die direkte Reflexbahn unterscheidet sich von der indirekten dadurch, daß erstere in ihrer Bahn nur zwei Zellarten hintereinander eingeschaltet enthält, nämlich die Spinalganglienzelle und die motorische Vorderhornzelle, während in der indirekten Bahn noch eine oder mehrere Zellen des Rückenmarkgrau zwischen jene beiden Zellarten eingeschaltet sind.

Man ersieht, daß besonders bei indirekten Reflexbahnen eine

große Mannigfaltigkeit der Verbindungen zentripetaler mit motorischen Nerven möglich ist, wie sie auch erfordert wird durch die Mannigfaltigkeit der Ausbreitung der Reflexe.

Die Fasern derjenigen Reflexbahnen, durch welche verschiedene Höhen des Rückenmarkgrau miteinander verbunden sind, verlaufen hauptsächlich in dem Vorder- und Seitenstranggrundbündel und den Burdachschen Strängen.

Einteilung der Reflexe.

Die Reflexbewegungen, die vom Rückenmark vermittelt werden, sind leicht zu untersuchen an Kalt- und Warmblütern, bei denen eine Mitwirkung des Gehirns dadurch ausgeschlossen wird, daß man das Gehirn vom Rückenmark trennt.

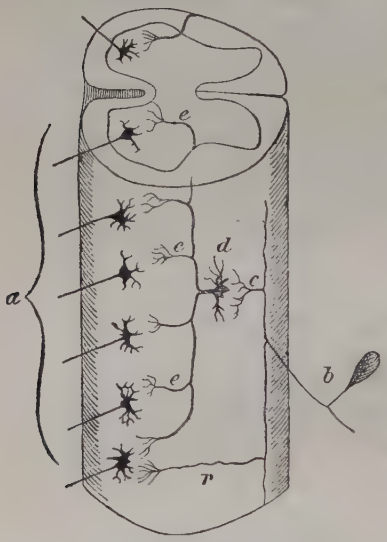


Fig. 19.

Nach dem zeitlichen Verlaufe der Kontraktion teilt man die Reflexbewegungen ein in:

1. kurz dauernde Kontraktionen: Reflexzuckungen;

2. länger anhaltende Kontraktionen: tonische Reflexe;

3. rhythmische Bewegungen, z. B. die klonischen Reflexkrämpfe.

Tonische Reflexe entstehen nicht nur bei länger dauernder, sondern oft auch nach kurz dauernder sensibler Reizung.

Nach der Zahl der an der Bewegung beteiligten Muskeln teilt man die Reflexbewegungen ein in:

1. Die beschränkten unimuskulären Reflexe. Die Erregung eines sensiblen Bezirkes hat die Bewegung nur eines Muskels oder nur einer beschränkten Muskelgruppe zur Folge.

Beispiel: Kniephänomen. Reizt man die sensiblen Nerven der Patellarsehne durch einen Schlag auf die Sehne, so zuckt der Musculus quadriceps femoris infolge reflektorischer Erregung und bewegt dabei den Unterschenkel.

2. Die ausgebreiteten multimuskulären Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirks hat Kontraktion größerer Muskelgruppen oder der ganzen Körpermuskulatur zur Folge. Man unterscheidet hier:

a) geordnete oder koordinierte Reflexe; sie haben den Charakter des Zweckmäßigen.

Dem jeweiligen Zwecke entsprechend kontrahieren sich die an solchen Reflexen beteiligten Muskeln entweder gleichzeitig, oder in bestimmter zeitlicher Folge nacheinander.

Hierher gehören die vom Lendenmark vermittelten, als Austreibungsreflexe bezeichneten Vorgänge der Harn- und Kotentleerung, der Ejakulation, des Gebäraktes (siehe S. 187).

Manche der hierhergehörigen Reflexe dienen auch zur Abwehr, zum Schutz oder zur Flucht vor äußeren Reizen. Betupft man z. B. die Pfote eines enthaupteten Frosches mit einem Tropfen Säure, so wischt der Frosch den Tropfen ab, kneift oder sticht man ihn, so sucht er zu entfliehen. Auch beim schlafenden Menschen sind ähnliche reflektorisch erfolgende Abwehrbewegungen zu beobachten.

Derartige vom Rückenmark vermittelten Reflexe sind übrigens bei Tieren viel mehr entwickelt, wie beim Menschen, bei dem das Gehirn eine mehr dominierende Stellung für die Koordination der Bewegungen erhalten hat (siehe S. 192).

Diese Bewegungen sehen wie willkürliche Bewegungen aus; ob sie von Bewußtseinsvorgängen in den Rückenmarkszellen begleitet sind, läßt sich aber nicht entscheiden, weil man über etwaige subjektive Wahrnehmungen in diesen Zellen nichts in Erfahrung bringen kann. Beachtenswert ist indes, daß die Rückenmarkszellen selbständig die zugeleiteten Reize zu zweckmäßiger Muskeltätigkeit verwerten können, in dieser Hinsicht also nicht verschieden sind von den Zellen des Großhirns, in denen psychophysische Prozesse vor sich gehen.

b) Ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe; sie haben den Charakter des Unzweckmäßigen.

An den Reflexkrämpfen kann die ganze Körpermuskulatur beteiligt sein.

Beispiel: Zahnkrämpfe der Kinder, Krämpfe bei Strychninvergiftung. Bei Erwachsenen treten Reflexkrämpfe selten auf, und zwar nur nach sehr starker sensibler Reizung (bei intensiven Neuralgien).

In geringem Grade befinden sich übrigens alle Skelettmuskeln in einem fortwährenden reflektorischen Tonus.

Wenn bei den Reflexkrämpfen nur Muskeln einer Seite in Kontraktion geraten, so liegen sie auf derselben Seite, auf der auch der sensible Reiz einwirkt. Gehen die Krämpfe auch auf die andere Seite über, so werden dort in der Regel nur Muskeln kontrahiert, die symmetrisch zu den beteiligten Muskeln der gereizten Seite liegen.

Da Reizung einzelner sensibler Fasern Reflexkrämpfe der ganzen Körpermuskulatur hervorrufen kann, so muß eine leitende Verbindung sämtlicher sensibler Fasern mit sämtlichen motorischen vorhanden sein. Die Verbindungen sind in der Norm aber nicht alle in gleicher Weise erregbar, so daß die Erregung nur auf einzelnen Bahnen sich ausbreitet, und so die geordneten Reflexe entstehen.

Reflexzeit

ist die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der Tätigkeit im peripheren Erfolgsorgan.

Reduzierte Reflexzeit heißt die Zeit vom Eintritt der Erregung ins Rückenmark bis zum Austritt aus demselben, sie ist gleich der Reflexzeit vermindert um die Zeit, die auf die Leitung in den peripheren Nerven und das Latenzstadium des Muskels entfällt.

Die Reflexzeit ist mehrere Tausendstelsekunden größer als sie sein würde, wenn der motorische Nerv die unmittelbare Fortsetzung des gereizten sensiblen wäre.

Einflüsse auf die Reflexe.

Die Reflexerregung ist abhängig von

1. der Stärke des Reizes: Zum Auslösen der Reflexe ist eine gewisse Reizstärke erforderlich. Sehr starke Reize können anderseits die Reflexe hemmen. Die Reflexzeit ist innerhalb gewisser Grenzen umso kürzer, je stärker der sensible Reiz ist.

2. der Reizzahl und -folge. Ein einzelner starker Induktionsstrom vermag Reflexe weniger leicht auszulösen, als mehrere aufeinanderfolgende schwache Induktionsströme.

3. dem Ort der Einwirkung der Reize. Durch Reizung der Hautsinnesapparate lassen sich die Reflexe leichter auslösen als durch direkte Reizung der Nervenstämme.

Die Reflexerregbarkeit ist:

erhöht: bei gewissen Vergiftungen (Strychnin), sowie im Wundstarrkrampf. Sie ist im Kindesalter größer als bei Erwachsenen;

herabgesetzt: bei gewissen Vergiftungen (Chloroform, Morphium, Alkohol), bei Ermüdung, bei Temperaturerniedrigung.

Kaltblüter (Frosch) zeigen allerdings beim Abkühlen eine Steigerung der Reflexerregbarkeit.

Hemmung der Reflexe.

1. Durch den Willen kann man manche Reflexe unterdrücken. Es können jedoch reflektorische Bewegungen solcher Muskeln, die nie willkürlich bewegt werden können, auch nicht willkürlich unterdrückt werden (z. B. Gebärakt der Uterusmuskulatur, Pupillenverengerung).

2. Es soll besondere, unabhängig vom Willen tätige Hemmungsmechanismen für die Reflexe geben.

Man vermutet, daß die Zentren solcher Mechanismen beim Menschen in den Gehirnganglien liegen und daß von ihnen Fasern zum Rückenmarkgrau gehen, die in noch unbekannter Weise auf die Zellen so wirken, daß die Reflexe gehemmt werden. Sind diese Fasern funktionsunfähig, z. B. nach querer Durchtrennung des Rückenmarks, so sind unterhalb der verletzten Stelle die Reflexe gesteigert.

Beim Frosch sollen Hemmungszentren für die Reflexe im Mittelhirn (Lobi optici) liegen, deren Reizung die Reflexe unterdrückt.

3. Der nach Reizung eines sensiblen Nerven gewöhnlich eintretende Reflex kann zuweilen auch gehemmt werden durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven.

Manchmal kann freilich auch das Entstehen eines Reflexes durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven begünstigt werden. Diese Erscheinung wird als **Bahnung** der Reflexe bezeichnet.

Lokalisation einiger Reflexzentren im Rückenmark.

Einige der zentralen Organe, welche als Reflexzentren für gewisse zweckmäßige Reflexbewegungen dienen, finden sich im Rückenmark an bestimmten Stellen lokalisiert, nämlich:

1. im unteren Teil des Halsmarks: das Pupillenerweiterungszentrum (siehe S. 214);

2. im Lendenmark: die Zentren für

a) die Kotentleerung (siehe S. 95),

b) die Harnentleerung (siehe S. 117),

c) die Erektion und Ejakulation, sowie für den Gebärakt (siehe Kapitel XXVII und XXIX).

Kapitel XIX. **Gehirn.**

§ 1. **Leitungsbahnen.**

Die Leitungsbahnen des Gehirns sind vom physiologischen Gesichtspunkte einzuteilen in:

I. Bahnen für die Erregungsleitung bei **psycho-physischen** Prozessen; sie führen durch die Großhirnrinde und sind demnach einzuteilen in:

A) **Kortikopetale Bahnen,** d. s. Verbindungsbahnen zwischen den peripheren sensiblen Nerven und den Großhirnrindenbezirken, in welchen die bewußten Empfindungen zu stande kommen.

Die von den sensiblen Rückenmarksnerven kommenden kortikopetalen Bahnen verlaufen im Rückenmark teils ungekreuzt in den Gollschen Strängen, teils gekreuzt in den Seitenstranggrundbündeln.

Der Gollsche Strang, im verlängerten Mark auch zarter Strang genannt, endigt zunächst in Zellen des Kerns des zarten Strangs, von da dringen Fasern durch die graue Substanz nach vorne und kreuzen sich über und hinter der Pyramidenkreuzung mit denen der anderen Seite — diese Kreuzung heißt Schleifenkreuzung. Nach der Kreuzung ziehen die Fasern zusammen mit den im Rückenmark schon gekreuzten sensiblen Bahnen, die in den Seitensträngen nach oben verlaufen, als Schleifenbahn durch

die Brücke, die Haube des Hirnschenkels, die ventro-lateralen Kerne des Thalamus opticus, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel und den Stabkranz zur Großhirnrinde.

Unterwegs nimmt die Schleifenbahn Fasern auf, die von den Nervenkernen kommen, in denen die sensiblen Gehirnnerven (ausgenommen Opticus und Olfactorius) nach ihrem Eintritt ins Gehirn endigen; diese Fasern kreuzen sich vor ihrem Eintritt in die Schleife.

Die kortikopetalen Bahnen der Sehnerven gehen vom Tractus opticus durch den lateralen Kniehöcker, den Thalamus opticus und die Gratioletsche Strahlung des Stabkranz zum Occipitallappen der Rinde. Die Olfactoriusfasern ziehen direkt zum zugehörigen Rindenbezirk.

B) **Kortikofugale Bahnen,** d. s. Verbindungsbahnen zwischen dem Großhirnrindenbezirke, von welchem die Erregung bei willkürlicher Bewegung ausgeht, und den Muskeln. Sie werden hauptsächlich gebildet von den Pyramidenbahnen.

Die Pyramidenbahnen nehmen ihren Ursprung in den Zentralwindungen der Großhirnrinde und ziehen von da durch den Stabkranz, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, die Mitte des Hirnschenkelfußes und die Brücke bis zum verlängerten Mark. Hier bleibt ein kleiner Teil der Fasern auf derselben Seite und geht in den Pyramidenvorderstrang über, der größere Teil zieht in der Pyramidenkreuzung auf die andere Seite und geht dort, das Vorderhorn durchziehend, in den Pyramidenseitenstrang über (siehe S. 180).

Auf dem Wege vom Großhirn bis zur Pyramidenkreuzung geben die Pyramidenbahnen Fasern ab für die Ursprungszellen der motorischen Fasern der Gehirnnerven. Die zu diesen Zellen gehenden Pyramidenfasern kreuzen sich jedesmal kurz vor dem Eintritt in die Zellen.

Zu den kortikofugalen Bahnen gehören auch noch:

1. Bahnen, die von der Rinde zu den weiter unten zu beschreibenden Zentren für die Koordination und Regulation der Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts etc. führen; diese Bahnen ermöglichen ein Eingreifen des Willens in die genannten Reflexbewegungen.

2. Bahnen, die von der Rinde zu den Innervationszentren der Kreislauforgane, der Darm- und Blasenmuskulatur, der Speichel-, Magen-, Schweiß- und Tränendrüsen u. a. gehen. Diese Bahnen, deren anatomische Abgrenzung noch nicht bekannt ist, werden allerdings größtenteils niemals willkürlich erregt, wohl aber im psychischen Affekt; sie vermitteln den Einfluß, den der Affekt auf die genannten Organe hat. Unwillkürlich, im psychischen Affekt, können übrigens auch die Skelettmuskeln erregt werden.

C) **Interkortikale Bahnen,** d. s. Bahnen, die die verschiedenen Bezirke der Großhirnrinde untereinander verknüpfen. Sie werden

auch Assoziationsbahnen genannt, weil sie die Assoziation der verschiedenen Sinnesempfindungen zu Vorstellungen und die Verarbeitung der Vorstellungen in den Prozessen des Denkens, des Begehrens vermitteln.

Man teilt sie ein in:

1. unilaterale Assoziationsbahnen, durch welche Rindenbezirke, die auf derselben Seite liegen, verbunden werden;

2. bilaterale Assoziationsbahnen, durch welche Rindenbezirke, die auf verschiedenen Seiten liegen, verbunden werden. Letztere, auch Kommissurenbahnen genannt, ziehen durch den Balken und die vordere Kommissur.

II. **Reflexbahnen,** und zwar

A) Bahnen für die Koordination und Regulation der ausgedehnten Bewegungen, die zur Erhaltung des Körpergleichgewichtes dienen.

Die Zentren für diese Reflexe liegen hauptsächlich im Kleinhirn und in den Vierhügeln (siehe S. 192).

Die wichtigsten zentripetalen Bahnen für diese Zentren sind folgende:

1. Zum Kleinhirn führen:

a) die Kleinhirnseitenstrangbahnen und Gowersschen Stränge aus dem Rückenmark.

Erstere gehen durch die Corpora restiformia, letztere durch die Brücke und um die vorderen Kleinhirnschenkel herum zur grauen Substanz der Kleinhirnrinde.

b) Die zentralen Fortsetzungen des Nervus vestibularis, die vom Vestibulariskern zur Kleinhirnrinde ziehen.

2. Zu den Vierhügeln führen Fasern, die mit der Schleife verlaufen, also hauptsächlich aus dem Rückenmark kommen, und in den hinteren Vierhügeln endigen.

Die zentrifugalen Bahnen für jene Zentren dürften die Bahnen sein, die teils aus dem Kleinhirn, teils aus den Vierhügeln zunächst zu gewissen tiefer gelegenen Kernen des Hinter- und Mittelhirns (roter Kern der Haube, Kerne der Formatio reticularis, des Brückengrau, Deiterscher Kern, Olive) führen und von da durch die Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks (siehe S. 181) zu den motorischen Vorderhornzellen u. s. w. gehen.

Zu den genannten Zentren führen überdies noch Bahnen aus der Großhirnrinde.

Diese gehen von der Rinde zum Teil zu den Kernen in der Haube, der Formatio reticularis, dem Brückengrau etc., zum Teil zu den Vierhügeln und zum Kleinhirn.

Diese Bahnen vermitteln das Eingreifen des Willens in den Ablauf der genannten Reflexe.

Auch gibt es Bahnen, die vom Kleinhirn zur Großhirnrinde ziehen, ihre physiologische Bedeutung ist aber unbekannt.

B) Bahnen für die weniger ausgedehnten Reflexe, die sich zwischen den zentripetalen und zentrifugalen Hirnnerven abspielen. Diese Reflexbahnen bestehen in mannigfachen kürzeren Verbindungen zwischen den Ursprungskernen der beteiligten Nerven.

§ 2. Zentren des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark ist für die Erhaltung des Lebens von ganz besonderer Bedeutung. Es enthält nämlich Zentren zur Regulation gewisser Vorgänge, die die Erhaltung des normalen Stoffwechsels bezwecken (Zentren für die Atmung, den Blutkreislauf und die Bewegungen und Sekretionen im Verdauungskanal). Die hervorragende Bedeutung dieser Zentren für das Leben geht schon daraus hervor, daß Zerstörung des verlängerten Marks sofort den Tod zur Folge hat, während Verletzungen anderer Teile des Zentralnervensystems nicht direkt lebensgefährlich sind.

Die Zentren des verlängerten Marks sind schon in der Lehre vom Stoffwechsel erwähnt worden; auch ihre Eigenschaften wurden dort ausführlich beschrieben, so daß es hier genügt, sie noch einmal kurz im Zusammenhang aufzuzählen.

1. **Das Atemzentrum** (siehe S. 66). Von ihm aus werden diejenigen Muskeln in geordneter Weise in Erregung versetzt, die abwechselnd die Inspiration und Exspiration bewirken (Zwerchfell und Intercostales externi für die Inspiration, Intercostales interni für die Exspiration). Seine Erregungsgröße ist abhängig von dem Atembedürfnis des Körpers, weil Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute als normale Atemreize wirken. Reflektorisch wird der Atemrhythmus reguliert durch zentripetale, aus den Lungen zum Zentrum leitende Vagusfasern, von denen die inspiratorisch wirksamen Fasern bei starker Exspiration, die exspiratorisch wirksamen bei der Inspiration gereizt werden.

2. **Die Zentren für die Kreislauforgane** (siehe S. 45) und zwar:

a) das Zentrum der herzhemmenden Vagusfasern;

b) das Zentrum der aus dem Halssympathicus und dem ersten Brustganglion zum Herzen führenden Herzbeschleunigungsfasern;

c) das Zentrum für die gefäßverengernden Nerven;

d) das Zentrum für die gefäßerweiternden Nerven.

Diese Zentren haben die Aufgabe, durch Veränderung der Schlagzahl und Schlagstärke des Herzens, sowie durch Veränderung des Gefäßmuskeltonus die Gesamtstärke des Blutstromes und die Blutverteilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen.

Die Zentren der Herzhemmungsfasern und der Vasokonstriktoren sind tonisch erregt; ihre Erregung wird verstärkt durch Kohlensäureanhäufung und Sauerstoffmangel im Blute. Diese Erregung scheint den Zweck zu haben, bei Erstickungsgefahr das Herz durch geringere Tätigkeit vor zu schneller Erschöpfung zu schützen und die durch die verminderte Herztätigkeit bedingte Herabsetzung des Blutdrucks zu kompensieren durch Verstärken des Gefäßmuskeltonus.

Auch das Herzbeschleunigungszentrum soll tonisch erregt sein.

Im übrigen vermitteln die Zentren der Kreislauforgane mannigfache Reflexe, was bei ihrer Aufgabe, die Blutverteilung dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen, begreiflich ist.

3. **Zentren für gewisse Bewegungsvorgänge und Sekretionen des Verdauungskanals** (siehe Kap. VIII und IX) und zwar:

a) Zentren für Beißen, Saugen, Kauen, Schlucken, Erbrechen, vielleicht auch für die Magen- und Darmbewegungen. Von diesen Zentren werden die des Beißens, Saugens und Kauens willkürlich vom Großhirn aus in Erregung versetzt; die anderen unterliegen nicht dem Willen. Bei Neugeborenen erfolgt das Saugen allerdings reflektorisch. Das Schlucken erfolgt reflektorisch, wenn der Bissen von der Zunge hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben ist. Das Zentrum für den Brechakt wird nicht nur reflektorisch, sondern auch durch psychische Einflüsse (Vorstellung eckelerregender Dinge) erregt.

b) Zentren für die Speichelsekretion, vielleicht auch für die Magen-, Darm- und Pankreassekretionen.

Die Erregung dieser Zentren erfolgt unwillkürlich und zwar hauptsächlich reflektorisch (durch Einführen der Speisen in den Verdauungskanal), jedoch auch durch psychische Einflüsse (Vorstellung schmackhafter Speisen erregt Speichel- und Magensekretion).

4. **Zentren für die Schweiß- und Tränensekretion** (siehe S. 143 u. 230).

Auch diese Zentren werden nicht willkürlich erregt. Das Schweißzentrum wird reflektorisch oder direkt erregt durch Temperaturerhöhung (Hitze), sowie durch Sauerstoffmangel und Kohlen-

säureanhäufung im Blute (Erstickung). Seine Erregung ist auch abhängig von psychischen Einflüssen (Angstschweiß).

Die Erregung des Tränensekretionszentrums erfolgt reflektorisch durch Reizung der Conjunctivalnerven oder starke Belichtung des Auges, sowie durch psychische Einflüsse (Weinen).

5. In der Medulla oblongata findet sich eine Stelle, die zur Glykogen- und Zuckerbildung in der Leber (siehe S. 109) in Beziehung steht; ihre Verletzung (**Zuckerstich**, Piqûre) hat vorübergehend Diabetes mellitus zur Folge.

6. Zentrum des **Lidschlusses**. Dieses wird willkürlich erregt oder reflektorisch. Reflektorische Erregung erfolgt bei Berührung der Cornea oder Conjunctiva (taktiler Blinzelreflex) oder bei starker Belichtung des Auges (optischer Blinzelreflex). Der zentrifugale Nerv ist der Facialis, der den Orbicularis palpebrarum innerviert. Die reflektorische Lidbewegung erfolgt immer doppelseitig, auch bei nur einseitiger sensibler Reizung. (Siehe auch S. 229.)

§ 3. Zentren in dem Kleinhirn, der Brücke, den Vierhügeln und den subkortikalen Ganglien des Großhirns.

Die hier gelegenen Zentren vermitteln, soweit ihre Funktion bisher bekannt ist, die Koordination und Regulation einer Reihe von komplizierten Muskelbewegungen, und zwar vor allem:

1. derjenigen Skelettmuskelbewegungen, die der normalen Haltung und den Ortsbewegungen des Körpers dienen;

2. die Bewegungen der äußeren und inneren Augenmuskeln, welche für den Sehakt von Bedeutung sind.

1. Zentren für die normale Haltung und für die Ortsbewegungen des Körpers.

Diese Zentren vermitteln die Koordination und Regulation der Muskelkontraktionen, welche dem Stehen, Gehen, Laufen u. s. w. dienen. Insbesondere vermitteln sie auch die Bewegungen, welche bei der normalen Haltung und den Ortsbewegungen den Körper im Gleichgewicht zu halten haben. Wenn beim Stehen oder Gehen das Gleichgewicht des Körpers gestört wird, so daß er umzufallen droht, so bewirken diese Zentren derartige kompensatorische Bewegungen der Körpermuskulatur, daß dadurch das Gleichgewicht und die normale Haltung wiederhergestellt wird. Bei groben Gleich-

gewichtsstörungen ist das ohne weiteres zu beobachten, aber auch bei geringeren Abweichungen von der normalen Haltung erfolgen diese kompensatorischen Bewegungen, hier in weniger auffallender Weise und so unbewußt, daß man erst durch die Ausfallerscheinungen bei gewissen Erkrankungen darauf aufmerksam gemacht worden ist. Die zentripetalen Nerven, die den Zentren Aufschluß über die Stellung des Körpers geben, sind:

a) solche sensible Nerven, die in den Muskeln, Sehnen und Gelenken des ganzen Körpers endigen, und die über die Stellung der einzelnen Glieder zueinander und über den Grad der Muskelspannung Aufschluß geben;

b) der Nervus vestibularis, der in den Otolithenorganen und Bogengängen des inneren Ohres endigt. Diese sind Sinnesorgane für die Wahrnehmung der Stellungen und Bewegungen des Kopfes.

Auch der Sehnerv hat Einfluß auf die Erregung dieser Zentren, weil er uns durch Vermittlung von optischen Eindrücken über die Lage des Körpers zu den Gegenständen der Außenwelt orientiert.

An der Ausführung der kompensatorischen Bewegungen ist fast die ganze Skelettmuskulatur beteiligt.

Was den Sitz der Zentren anlangt, so soll die Regulation der Bewegungen der unteren Extremitäten, die vorwiegend beim Stehen und den Ortsbewegungen in Betracht kommen, durch das Kleinhirn vermittelt werden; dagegen sollen durch Zentren in den Vierhügeln die Bewegungen der Arme, der Hände und des Kopfes geregelt werden.

Ueber Sitz und Abgrenzung der Zentren im einzelnen ist noch nichts Sicheres auszusagen, was begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß diese Zentren eine Verbindung des weitaus größten Teiles aller sensiblen Nerven mit sämtlichen motorischen darstellen. Ueber die Reflexbahnen, die durch diese Zentren gehen, siehe S. 189.

Die durch diese Zentren vermittelten Bewegungen gehören also in die Kategorie der geordneten Reflexe (siehe S. 184). Bemerkenswert ist, daß diese geordneten Reflexe nicht angeboren sind, sondern erst nach der Geburt durch Gewöhnung aus ursprünglich willkürlichen Bewegungen entstehen. Das neugeborene Kind zeigt diese Bewegungen noch nicht. Andere geordnete Reflexe sind angeboren, z. B. Schlucken, Niesen, Husten.

Finden infolge von krankhaften Veränderungen und Verletzungen Unterbrechungen in den zu- oder ableitenden Bahnen für diese Zentren oder in den Zentren selbst statt, so ist eine Störung der Regulation der Bewegungen des Körpers die Folge. Deshalb werden z. B. bei Rückenmarkschwindsucht, bei der die sensiblen Nerven der unteren Extremitäten gelähmt sind, unzweckmäßige und unsichere Bewegungen beim Gehen ausgeführt. Man nennt das Ataxie. Der Rückenmarkschwindsüchtige kann sich auch nicht mehr aufrecht stehend erhalten, wenn er durch Schluß der

Augen sich die einzige noch übrige Möglichkeit nimmt, um sich über seine Körperstellung zu orientieren.

Ferner kommt es vor, daß jene Zentren und ihre Bahnen nur einseitig durch krankhafte Prozesse gelähmt oder krankhaft gereizt werden. Die Folge davon ist, daß die Erregungen, die den in Tätigkeit zu versetzenden Muskeln unbewußt zugeleitet werden, auf beiden Seiten ungleich stark sind. Daraus resultieren abnorme Haltungen und Bewegungen des Körpers, die von den normalen Haltungen und Bewegungen abweichen; sie heißen Zwangslagen und Zwangsbewegungen, weil sie unwillkürlich, ja gegen den Willen hervorgebracht werden. Zwangsbewegungen bei Tieren sind z. B. Reitbahnbewegung, Uhrzeigerbewegung und Rollbewegungen. Bei gesunden Individuen lassen sich auch Zwangsbewegungen beobachten, wenn sie in „Drehschwindel" versetzt werden oder wenn ein konstanter elektrischer Strom quer durch den Kopf geleitet wird.

2. Zentren für die Koordination und Regulation der Bewegung der äußeren und inneren Augenmuskeln.

Die Zentren für die Augenbewegungen liegen in den Augenmuskelkernen der grauen Substanz am Boden des Aquaeductus Sylvii und des vierten Ventrikels.

a) Die Zentren für die Koordination und Regulation der gleichzeitigen Bewegungen beider Augen. Ueber die Funktion dieser Innervationszentren siehe S. 227. Reflexe, die von diesen Zentren vermittelt werden, sind

1. vom Opticus ausgelöste unwillkürliche Augenbewegungen, die dazu dienen, den Blick auf leuchtende Gegenstände zu richten oder bewegten Gegenständen mit dem Blicke zu folgen;

2. Reflexe, die ausgelöst werden von dem Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen (Bogengänge des inneren Ohres, zentripetaler Nerv ist der Vestibularis). Hierher gehören die kompensatorischen Augenbewegungen, die unwillkürlich bei Bewegungen des Kopfes ausgeführt werden, um den Blick auf fixierte Gegenstände gerichtet zu halten.

Zwangsbewegungen der Augen, die bei Erkrankungen dieser Zentren und ihrer Bahnen auftreten können, heißen Nystagmus.

b) Zentrum für die Pupillenverengerung, die reflektorisch nach Lichteinfall in die Augen erfolgt (siehe S. 214).

c) Zentrum für die gemeinschaftliche Innervation der Accommodations-, Konvergenz- und Pupillenverengerungsmuskeln. Dieses Zentrum wird erregt bei dem Sehen in die Nähe. (Siehe S. 209).

Zentren für die Temperaturregulation. An der Grenze zwischen Medulla oblongata und Brücke, und im Streifenhügel sollen Zentren liegen, die die Temperaturregulation (siehe S. 142) vermitteln. Die Angaben hierüber sind aber noch unsicher.

Ueber die Funktion der Zirbeldrüse ist nichts bekannt. Sie wird als ein rudimentäres Auge angesehen.

§ 4. Funktionen der Großhirnrinde.

In den Zellen der Großhirnrinde spielen sich die psychophysischen Prozesse ab. Die Großhirnrinde ist der Sitz der Intelligenz. Menschen, deren Großhirnrinde durch Krankheit zerstört ist, oder Tiere, denen das Großhirn exstirpiert ist, sind blödsinnig; sie verhalten sich der Außenwelt gegenüber teilnahmlos, weichen keiner Gefahr aus, suchen nicht selbständig ihre Nahrung auf, sondern zeigen nur noch jene zweckmäßigen Reflexbewegungen, die von den niederen Zentren des Gehirns und Rückenmarks vermittelt werden.

In der Tierreihe ist das Großhirn umso stärker entwickelt, die Windungen sind umso zahlreicher, je größer die Intelligenz ist.

Je mehr die Funktionen der Großhirnrinde entwickelt sind, je mehr mithin die Ueberlegung Einfluß auf das Handeln gewonnen hat, desto mehr tritt die Selbständigkeit der im Hirnstamm und im Rückenmark gelegenen Zentren für die Bewegungen des Körpers zurück.

Die verschiedenen psychischen Vorgänge (verschiedene Sinnesempfindungen, Denkprozesse, willkürliche Handlungen) sind in verschiedenen Großhirnrindenbezirken lokalisiert.

An höheren Tieren (besonders Affen und Hunden) hat man die Funktionen der einzelnen Rindenbezirke experimentell festzustellen gesucht in zweierlei Weise: entweder durch Beobachtung der Erscheinungen bei lokalisierter Reizung einzelner Rindenbezirke oder durch Studium der Ausfallerscheinungen nach Exstirpation solcher Bezirke.

Die Methode der lokalisierten elektrischen Reizung hat ergeben, daß auf der Großhirnrinde der Tiere eine Zahl bestimmter Felder aufzufinden ist, deren Reizung immer Kontraktion je einer bestimmten Muskelgruppe und zwar meist nur auf der entgegengesetzten Körperseite, zur Folge hat. Diese Felder, motorische Rindenfelder genannt, liegen im allgemeinen in den Zentralwindungen.

Bei dieser lokalisierten Reizung liegt der Angriffspunkt des Reizes in den Rindenzellen selbst, nicht in den unter der Rinde gelegenen Nervenfasern, denn

1. nach Entfernen der Rinde ist zur Reizung der weißen Substanz ein stärkerer Reiz notwendig, als bei Rindenreizung,

2. die Rindenreizung wird bei Vergiftung mit Chloralhydrat und mit Kokaïn unwirksam, nicht aber die Reizung der weißen Substanz,

3. Die Latenzzeit ist bei Rindenreizung erheblich größer, als bei Reizung der weißen Substanz.

Bemerkenswert ist, daß nach Hirnrindenreizung unter Umständen gleichzeitig mit der Kontraktion einer Muskelgruppe Erschlaffung der zugehörigen Antagonisten eintritt.

Partielle Exstirpationen von Rindenbezirken haben oft Ausfallerscheinungen zur Folge, die freilich meist nicht bleiben, sondern nach einiger Zeit wieder zurückgehen.

Die Ausfallerscheinungen nach Exstirpation und die darauf folgende Restitution der Funktionen beruhen wahrscheinlich darauf, daß das Zentrum, in dem die betreffende Funktion lokalisiert ist, entfernt wurde, und

daß die Funktionen dieses Zentrums später allmählich von anderen Zentren übernommen wurden.

Die Lehre von der Lage der Zentren der Großhirnrinde des Menschen ist gegründet

1. auf anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Verlauf der Fasern, durch die die Großhirnrindenbezirke untereinander, sowie mit anderen Teilen des Zentralnervensystems verbunden sind;

2. auf klinische Beobachtungen im Verein mit den Ergebnissen der pathologisch-anatomischen Forschung, teilweise auch auf die Ergebnisse von Reizversuchen, die gelegentlich bei Operationen an der bloßgelegten Hirnrinde gemacht worden sind.

Die Großhirnrindenbezirke des Menschen sind einzuteilen in:

I. **Sinnessphären,** d. s. die Zentren, in denen die bewußten Sinnesempfindungen zu stande kommen. Man kennt vier solcher Bezirke, nämlich:

1. **Die Körperfühlsphäre.** Sie liegt in den beiden Zentralwindungen, besonders der hinteren, in dem hinteren Teile der obersten Stirnwindung, dem Lobus paracentralis und Gyrus fornicatus (vergl. die Fig. 20 und 21). Ihre zentripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen der hinteren Wurzeln (Schleife), die durch die ventrolateralen Kerne des Thalamus opticus und von da in den Stabkranz gehen. In der Körperfühlsphäre kommen die Hautsinnes- und Organempfindungen zu stande.

Die Möglichkeit ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß einige der unbestimmten Organempfindungen in den niederen Zentren des Gehirns zu stande kommen.

2. **Die Hörsphäre** liegt in der Mitte und im hinteren Teile der oberen Schläfenwindung und in beiden Querwindungen des Schläfenlappens. Ihre zentripetalen Stabkranzfasern sind die indirekten Fortsetzungen des Nervus cochlearis (durch die laterale Schleife und den inneren Kniehöcker zum Stabkranz). Der Nervus vestibularis soll nicht mit der Hörsphäre, sondern mit der Körperfühlsphäre verbunden sein.

In der oberen Schläfenwindung liegt auch das sensorische Sprachzentrum, das das Verständnis der Sprache vermittelt.

3. **Die Sehsphäre** liegt im Cuneus, Lobus lingualis und Occipitalpol. Ihre zentripetalen Stabkranzfasern liegen in der Gratioletschen Strahlung (Fortsetzung des Tractus opticus durch den äußeren Kniehöcker in den Stabkranz).

4. **Die Riechsphäre** liegt im Uncus und im Gyrus hippocampi.

Die Lage der Schmecksphäre ist noch nicht bekannt.

II. **Motorische Sphären,** d. s. Zentren, von denen aus die willkürlichen Bewegungen ausgelöst werden. Sie liegen hauptsächlich

in der vorderen Zentralwindung und in den hinteren Teilen der Stirnwindungen, fallen also zum Teil mit der Körperfühlsphäre zusammen. Ihre zentrifugalen Stabkranzfasern sind die Pyramidenbahnen, deren Ursprung hauptsächlich in der vorderen Zentralwin-

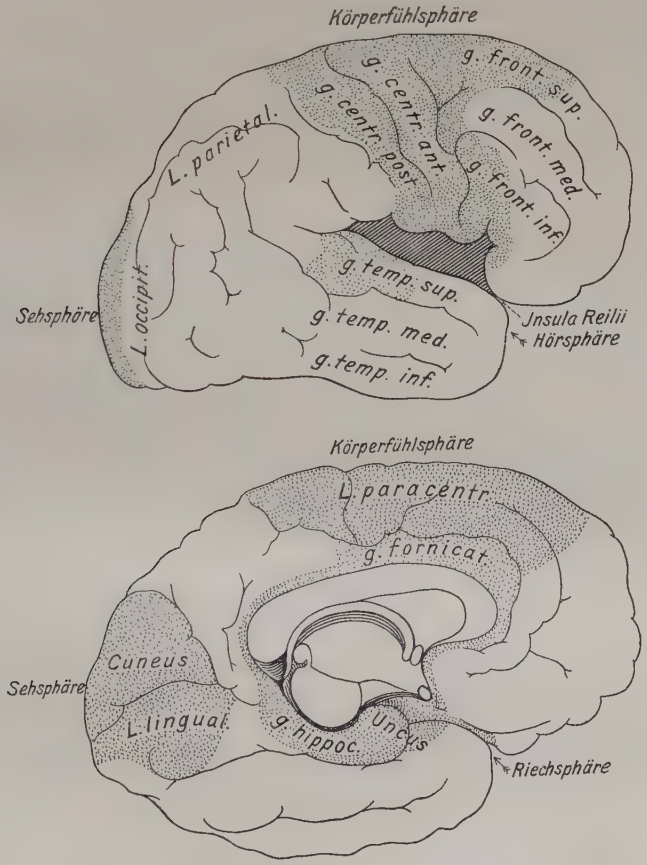


Fig. 20 und 21. Sinnessphären der Großhirnrinde.
Die Sinnessphären sind punktiert. In Fig. 20 ist, um die Ausdehnung der Hörsphäre zu veranschaulichen, der Schläfenlappen etwas nach unten verzogen gezeichnet, so daß die Insel (dunkel schraffiert) zu sehen ist.

dung liegt. In den oberen Teilen dieser Windungen entspringen die motorischen Fasern für die unteren Extremitäten, in den mittleren die für die oberen Extremitäten, in den unteren die für den Facialis. In dem hinteren Teil der unteren Stirnwindung, und zwar in der Regel in der linken Großhirnhemisphäre (Brocasche Windung),

liegen die motorischen Zentren der Muskeln für die Sprachbildung (motorisches Sprachzentrum).

Die Impulse, die zu den willkürlichen Bewegungen führen, entstehen nicht erst in den motorischen Bezirken, sondern sie werden diesen von anderen Stellen zugeleitet. Isoliert man die motorischen Bezirke durch einen Schnitt an ihrer Grenze von der übrigen Rinde, so treten dieselben Bewegungsstörungen, wie nach Exstirpation der motorischen Bezirke, auf.

Auch in anderen Sinnessphären liegen noch motorische Bezirke, z. B. in dem Occipitallappen Zentren für Augenbewegungen.

III. Die Bezirke der Großhirnrinde, welche nicht zu den sensiblen oder motorischen Sphären gehören, sollen **Assoziationszentren** sein, d. h. Zentren, die der Assoziation der Sinnesempfindungen und den Prozessen des Denkens dienen.

Anatomisch sollen sich die Assoziationszentren von den anderen Zentren durch folgendes unterscheiden: Erstere sollen hauptsächlich durch Assoziationsfasern untereinander und mit den Sinnessphären verknüpft sein, aber verhältnismäßig wenige Stabkranzfasern, die die Verbindung mit niederen Gehirnteilen herstellen, enthalten. Zu den sensiblen und motorischen Sphären soll dagegen der größte Teil der Stabkranzfasern führen. Auch sollen die einzelnen Sinnessphären durch Assoziationsfasern nicht untereinander, sondern nur mit Assoziationszentren verknüpft sein.

Mitbewegung nennt man die unbeabsichtigte Bewegung eines Muskels, die gleichzeitig mit der willkürlichen Bewegung eines anderen Muskels auftritt. Die Mitbewegung ist bedingt durch Uebergreifen der Erregung von einem motorischen Bezirk auf andere. In analoger Weise kommen durch Uebergreifen der Erregung von einem sensiblen Bezirk auf andere Mitempfindungen vor.

Zeitlicher Verlauf psycho-physischer Prozesse:

Reaktionszeit ist die Zeit, die vergeht vom Beginn der Einwirkung eines Sinnesreizes bis zu einer möglichst schnell darauf folgenden beabsichtigten Muskelbewegung (z. B. einer Fingerbewegung, deren Beginn zeitlich registriert wird).

Die Größe der Reaktionszeit beträgt z. B.

für optischen Reiz	0,15—0,22	Sek.
„ akustischen „	0,12—0,18	„
„ Tastreiz „	0,09—0,19	„

Die Reaktionszeit ist bei Reizung von solchen sensiblen Bezirken, die große Uebung haben, z. B. Netzhautmitte, Fingerkuppe, kleiner als bei Reizung ungeübter Bezirke (Netzhautperipherie, Haut des Arms). Sie hängt überhaupt ab von dem Grade der Aufmerksamkeit und der Einübung, sowie von der psychischen Stimmung. Darauf beruhen wohl auch individuelle Verschiedenheiten. In der Astronomie, wo Zeitregistrierungen vorgenommen werden dadurch, daß die registrierende Person den Durchtritt eines Sternes durch das Fadenkreuz des Fernrohrs markiert, werden die individuellen Verschiedenheiten der Reaktionszeit als „persönliche Gleichung" in Rechnung gesetzt.

Je komplizierter die psychischen Prozesse sind, die zwischen Reizeinwirkung und Reaktion erfolgen, je größer die zur Reaktion nötigen Ueberlegungen sind, desto größer ist die Zeit vom Beginn der Sinnesreizung bis zur Reaktion.

Die Erörterung der psychischen Erscheinungen selbst (Empfinden, Denken, Wollen, Aufmerksamkeit, Gedächtnis u. s. f.) ist Aufgabe der Psychologie.

Die Unterbrechung der psychischen Funktionen durch den **Schlaf** ist zurückzuführen auf Ruhe der Nervenzellen der Großhirnrinde. Wie diese Ruhe zu stande kommt, ist noch nicht erklärt. Die Annahme, daß der Nachlaß der Tätigkeit der Zellen auf Ermüdung oder auf Blutleere der Hirngefäße beruhe, erklärt nicht alle Erscheinungen des Schlafes. Der Schlaf hängt auch ab von Sinneserregungen. Das Einschlafen wird begünstigt, wenn man die Sinnesreize möglichst vom Körper fern hält. Gewohnte Sinneseindrücke stören freilich nicht im Schlaf, wohl aber ungewohnte; ja unter Umständen wirkt sogar das Aufhören gewohnter Sinneserregungen störend. (Der Müller wird wach, wenn die Mühle stillsteht!)

Im Schlafe fallen vor allem die Großhirnfunktionen aus; aber auch die Erregbarkeit anderer Zentren des Zentralnervensystems (Reflex- und Koordinationszentren) ist herabgesetzt. Die Lider sind im Schlafe geschlossen, die Augen nach innen und oben gedreht, die Pupillen verengt, die Atmung ist verlangsamt. Der Stoffwechsel ist im Schlafe geringer als im wachen Zustande.

Träume beruhen auf unvollständigem Schlafe. Abnorme Arten von partiellem Schlafe sind der Somnambulismus und die Hypnose.

Kapitel XX. Periphere Nerven. Sympathicus.

§ 1. Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven verlassen das Rückenmark durch die vorderen und hinteren Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln sind zentrifugal, die hinteren überwiegend zentripetal (Bellscher Lehrsatz); die hinteren enthalten nämlich auch Vasodilatatoren, sowie vielleicht einige motorische Nerven für die Muskulatur der Baucheingeweide.

Die zu einem Muskel ziehenden Nervenfasern liegen nicht schon in einer vorderen Wurzel zusammen, sondern ein Muskel erhält aus verschiedenen vorderen Wurzeln motorische Fasern, die sich in den

Nervengeflechten (Plexus) der peripheren Nerven zusammenfinden, und erst von da zusammen in einem Nervenstamm verlaufen.

In analoger Weise erhält jeder Hautbezirk sensible Fasern aus mehreren hinteren Wurzeln.

Die Funktion der einzelnen Rückenmarksnerven ergibt sich im übrigen aus ihren anatomischen Verbindungen.

§ 2. Gehirnnerven.

I. Der **Olfactorius** ist der Riechnerv. Der Bulbus olfactorius ist als das subkortikale Zentrum des Nerven anzusehen; in ihm sind Zellen in die Bahnen eingeschaltet.

II. Der **Opticus** ist der Sehnerv. Die Sehnervenfasern treten im Tractus opticus aus dem Gehirn aus, ihre nächsten Ursprungskerne liegen im lateralen Kniehöcker, im Pulvinar Thalami optici und im vorderen Vierhügel; diese Teile sind in Verbindung einerseits durch die Gratioletsche Strahlung mit der Großhirnrinde, anderseits mit den weiter hinten gelegenen Kernen des Gehirns, besonders den Kernen der Augenmuskelnerven. Die Tractus optici gehen in das Chiasma über, wo die Fasern sich teilweise kreuzen; danach verlaufen sie als Nervi optici in das Auge. Durch die partielle Kreuzung im Chiasma ist es bedingt, daß die innere Hälfte jeder Netzhaut von Fasern innerviert wird, die von der entgegengesetzten Seite des Gehirns kommen, die äußere von Fasern aus derselben Seite. Aus jeder Fovea centralis gehen die Fasern jedoch teils zu derselben, teils zu der gekreuzten Seite der Großhirnrinde.

III. Der **Oculomotorius**, IV. **Trochlearis** und VI. **Abducens** sind die motorischen Nerven für die äußere und innere Augenmuskulatur (ausgenommen Dilatator pupillae) und den Levator palpebrae superioris. Der Trochlearis innerviert den Obliquus superior, der Abducens den Rectus externus, der Oculomotorius alle übrigen Augenmuskeln.

V. Der **Trigeminus** enthält:

1. sensible Fasern für den ganzen Kopf mit Ausnahme des Rachens und Ohres, die vom Glossopharyngeus und Ramus auricularis vagi versorgt werden;

2. motorische für die Kaumuskeln (Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Masseter) sowie für den Tensor veli palatini, Mylohyoideus, vorderen Bauch des Digastricus und Tensor tympani;

3. sekretorische für die Tränendrüsen;

4. vielleicht auch einige Geschmacksnervenfasern.

Der Nervus lingualis trigemini enthält noch sekretorische Fasern (für die Unterkiefer- und Zungenspeicheldrüse), ferner vasodilatatorische und Geschmacksfasern, die aber ursprünglich mit dem Facialis und Glossopharyngeus aus dem Gehirn austreten und durch die Chorda tympani zum Lingualis gelangen. Außerdem enthält der Trigeminus vasomotorische Nerven und sekretorische für die Schweißdrüsen des Gesichts, die aber aus dem Sympathicus stammen.

VII. Der **Facialis** enthält motorische Fasern für die ganze Gesichtsmuskulatur, den Orbicularis oculi, den Stylohyoideus, den hinteren Bauch des Digastricus und für den Musculus stapedius, ferner Fasern, die durch den Nervus petrosus superficialis major und das Ganglion sphenopalatinum zum Musculus levator veli palatini und Musculus uvulae gehen.

Ferner enthält der Facialis sekretorische und vasodilatatorische Fasern, die teils in der Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Speicheldrüsen, teils durch das Ganglion sphenopalatinum zur Mundhöhlen- und Rachenschleimhaut gehen.

VIII. Der **Acusticus** enthält im Nervus cochlearis die Gehörnervenfasern, außerdem im Nervus vestibularis Fasern, die von den Otolithenorganen und den Bogengängen des inneren Ohres (siehe Kap. XXVI) zum Gehirn ziehen, und die reflektorisch die koordinierten Bewegungen des Körpers zur Erhaltung des Gleichgewichts und die Augenbewegungen beeinflussen.

IX. Der **Glossopharyngeus** enthält:

1. sensible Fasern für den hinteren Teil der Zunge, sowie für Gaumenbögen, Tonsillen, Rachen, Kehldeckel;

2. motorische für den Musculus stylopharyngeus und Constrictor pharyngis medius;

3. Geschmacksnerven, von denen die für den hinteren Teil der Zunge direkt dorthin gelangen, während die für den vorderen Teil der Zunge vom Ganglion petrosum des Glossopharyngeus durch den Nervus tympanicus zum Ganglion geniculi des Facialis, von da durch die Chorda tympani zum Lingualis gehen. Geschmacksfasern sollen ferner auch vom Glossopharyngeus durch den Nervus tympanicus zum Nervus petrosus superficialis minor, Ganglion oticum und Lingualis gehen;

4. sekretorische Fasern, die durch den Nervus tympanicus und den Nervus petrosus superficialis minor zur Parotis gehen.

X. **Vagus** und XI. **Accessorius** bilden zusammen einen gemischten Nerven.

Der äußere Ast des Accessorius enthält motorische Fasern für den Musculus sternocleidomastoideus und Cucullaris. Der gemeinschaftliche Vago-Accessorius sendet Fasern:

1. Zum Zirkulationsapparat:

a) herzhemmende;

b) sensible zum Herzen;

c) reflektorisch wirksame (Nervus depressor) zur Aorta.

2. Zum Respirationsapparat:

a) motorische für die Kehlkopfmuskulatur (im Laryngeus superior für den Cricothyreoideus, im Recurrens für die übrigen Muskeln) und für die Bronchialmuskeln;

b) sensible und reflektorisch wirksame für Kehlkopf (Laryngeus sup.), Trachea und Lungen.

3. Zu den Baucheingeweiden:

a) motorische für die Oesophagus- und Magenbewegung und Darmperistaltik;

b) sensible und reflektorisch wirksame für den Schlund und Magen;

c) sekretorische für den Magen und für die Bauchspeicheldrüse, vielleicht auch für die Darmdrüsen.

XII. Der **Hypoglossus** ist der motorische Nerv für die Zungenmuskulatur.

§ 3. Das autonome Nervensystem. Der Sympathicus.

Autonomes Nervensystem nennt man die peripheren zentrifugalen Nerven, welche auf die glatten Muskeln, den Herzmuskel und die Drüsen wirken.

Charakteristisch für jede autonome Nervenfaser ist, daß in ihren peripheren Verlauf eine Ganglienzelle eingeschaltet ist; ihre Bahn besteht also aus:

1. der aus dem Zentralnervensystem stammenden, meist markhaltigen, präganglionären Faser, welche übergeht in

2. die eingeschaltete Ganglienzelle; aus dieser entspringt

3. die postganglionäre meist marklose Faser, die in der zu innervierenden Muskelfaser oder Drüsenzelle endigt.

Es kommt dabei oft vor, daß eine präganglionäre Faser zu mehreren postganglionären führt, weil die Endbäumchen der präganglionären Faser sich mit mehreren Ganglienzellen verbinden.

Ueber die physiologische Bedeutung der eingeschalteten Ganglienzellen ist noch nichts Sicheres auszusagen.

Nikotin wirkt auf diese Zellen lähmend. Beim Tode verlieren die Zellen ihre Erregbarkeit früher, als die postganglionären Fasern.

Der **Nervus sympathicus** enthält autonome Nerven.

Diese erhalten ihre präganglionären Fasern aus den weißen Rami communicantes, die von den Brust- und Lendennerven abgegeben werden.

Die eingeschalteten Zellen liegen zum Teil in den Ganglien des Grenzstranges, zum Teil in dem mehr peripher gelegenen Plexus solaris und Ganglion mesentericum inferius; die zu letzteren hinziehenden Fasern (Nervi splanchnici für den Plexus solaris) sind also noch präganglionär; sie gehen im Grenzstrang nicht durch Zellen.

Die postganglionären Fasern des Sympathicus verlaufen zum Teil durch die grauen Rami communicantes wieder zu den Spinalnerven und mit diesen zur Peripherie.

Der Sympathicus enthält:

1. alle vasokonstriktorischen und viele vasodilatatorische Nerven,
2. sekretorische Nerven für die Schweißdrüsen;
3. motorische Nerven für die Muskeln der Haare (Pilomotoren).

Außerdem enthält der Sympathicus:

1. Im Halsteil:
   a) Fasern für die Pupillenerweiterung;
   b) sekretorische Fasern für Speichel- und Tränendrüsen;
   c) Herzbeschleunigungsnerven:
2. Im Brust- und Bauchteil:
   a) Herzbeschleunigungsnerven (aus dem ersten Brustganglion);
   b) in den Nervi splanchnici Hemmungsnerven für die Peristaltik, sowie sekretorische für das Pankreas, und Fasern, die zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehen;
   c) im Nervus hypogastricus motorische und hemmende Fasern für einige Muskeln des Urogenitalsystems und des Mastdarmes (siehe S. 95 und 118, sowie Kap. XXVII und XXIX).

Autonome Nerven finden sich auch noch:

1. im Oculomotorius: die motorischen Fasern für den Musculus ciliaris und Sphincter iridis, die durch das Ciliarganglion gehen;
2. im Facialis: vasodilatatorische und sekretorische Fasern, die teils durch die Chorda tympani und das Ganglion submaxillare und sublinguale, teils durch den Petrosus superficialis major und das Ganglion sphenopalatinum gehen;
3. im Glossopharyngeus: vasodilatatorische und sekretorische Fasern, die durch den Nervus tympanicus und das Ganglion oticum gehen;
4. im Vagus:
   Hemmungsfasern für das Herz,
   motorische Fasern für die Muskeln der Bronchien, der Speiseröhre, des Magens, des Darmes,
   sekretorische Fasern für die Magendrüsen und das Pankreas.

Diese Fasern im Vagusstamme sind präganglionär; die zugehörigen Ganglien liegen in den peripheren Organen;

5. in den Sakralnerven: vasodilatatorische Fasern für den Penis, sowie motorische und hemmende Fasern für einige Muskeln des Urogenitalsystems und des Mastdarmes; sie ziehen durch die Nervi erigentes und den Plexus hypogastricus (siehe S. 95 und 118, sowie Kap. XXVII und XXIX).

Im Sympathicus verlaufen auch sensible Nerven zu den Bauch-eingeweiden.

Kapitel XXI. **Allgemeines über die Sinnesorgane.**

Die Sinnesorgane sind Apparate, in denen periphere zentripetal leitende Nerven endigen und die durch innere oder äußere auf sie wirkende Einflüsse erregt werden. Die zentripetalen Nerven leiten dann die Erregungen den nervösen Zentralorganen zu.

Adäquater Reiz des Sinnesorgans heißt der Reiz, der das Organ gewöhnlich erregt und zu dessen Aufnahme das Organ speziell gebaut ist.

Adäquate Reize für das Auge sind z. B. gewisse Aetherschwingungen, für das Ohr gewisse Luftschwingungen.

Die Erregung der Sinnesorgane bewirkt in den Zellen der Großhirnrinde, denen sie zugeleitet wird, das Zustandekommen einer **Empfindung.**

Die Empfindungen werden von unserem Bewußtsein aber nicht in den Zentren der Gehirnrinde, sondern exzentrisch in die Sinnesorgane oder gar in den umgebenden Raum hinein lokalisiert.

Abgesehen von den Verschiedenheiten ihres Ortes und ihres zeitlichen Verhaltens (Zeitpunkt des Beginnes, Dauer) weisen die Empfindungen noch Verschiedenheiten ihrer **Intensität** und **Qualität** auf.

Als verschieden intensiv unterscheiden wir z. B. bei den Lichtempfindungen ein helles und ein dunkles Licht, bei den Schallempfindungen einen lauten und einen leisen Ton u. s. f. Die Intensität ist unter sonst gleichen Umständen abhängig von der Reizgröße. Die kleinste noch wahrnehmbare Reizgröße heißt die **Reizschwelle.**

Als qualitativ verschieden unterscheiden wir z. B. die Lichtempfindung von der Schallempfindung u. s. w. Aber auch innerhalb des Gebietes der Lichtempfindung kommen noch qualitative Verschiedenheiten vor, nämlich die verschiedenen Farbenempfindungen, innerhalb des Gebietes der Schallempfindung die Empfindungen der verschieden hohen Töne u. s. w.

Jeder Sinnesnerv hat eine **spezifische Energie,** d. h. seine Erregung ruft immer nur bestimmte, von der Art des Reizes unabhängige Empfindungsqualitäten hervor.

So bewirkt z. B. Erregung des Opticus immer nur Lichtempfindungen, einerlei, ob sie durch den adäquaten Reiz oder durch andere Reize (z. B. mechanische, elektrische) hervorgebracht wird. Ob allerdings auch die qualitativ verschiedenen Lichtempfindungen, d. s. die Farbenempfindungen, darauf beruhen, daß die einzelnen Opticusfasern noch verschiedene spezifische Energien haben, oder aber darauf, daß bei ein und derselben Opticusfaser verschiedene Erregungsarten vorkommen, ist noch nicht zu entscheiden.

Wodurch die spezifische Energie der einzelnen Sinnesgebiete bedingt ist, ist unbekannt. Verschiedenheiten im Bau oder in den

physiologischen Erregungsvorgängen der nervösen Elemente (Fasern und Zellen), welche die Verschiedenheiten der spezifischen Energien der Sinnesgebiete erklärlich machen könnten, kennen wir nicht.

Zu beachten ist, daß dem adäquaten Reiz nicht objektiv die Qualität der Empfindung anhaftet, die er hervorruft. Die Aetherschwingungen z. B., die aufs Auge wirkend Lichtempfindungen hervorrufen, werden zwar wohl auch Licht genannt; sie sind aber eigentlich nicht das Licht, denn Licht ist nur das Bewußtseinsphänomen, das bei Erregung gewisser Großhirnrindenbezirke auftritt.

Unterschiedsschwelle heißt der kleinste wahrnehmbare Unterschied zweier Sinnesreize; dieser Unterschied kann ein quantitativer, qualitativer, räumlicher oder zeitlicher sein.

Webers Gesetz: Die Intensitätsunterschiedsschwelle ist proportional der absoluten Größe der Reize.

Dieses Gesetz gilt allerdings nur innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke.

Nach Fechners psycho-physischem Gesetze sollen die Empfindungsintensitäten zu den Reizgrößen sich verhalten, wie die Logarithmen zu ihren Numeris. Dieses Gesetz beruht auf der allerdings noch nicht bewiesenen Annahme, daß die kleinsten wahrnehmbaren Unterschiede der Empfindungsintensitäten immer gleich groß, also unabhängig von den absoluten Empfindungsintensitäten sind.

Kapitel XXII. Gesichtssinn.

Adäquate Reize für das Auge sind gewisse Aetherschwingungen, Licht genannt, weil sie Lichtempfindung hervorrufen.

Damit ein Gegenstand deutlich gesehen wird, müssen von ihm Lichtstrahlen ausgehen, die durch die Lichtbrechung im Auge zu einem scharfen Bilde des Gegenstandes genau in der Zapfen- und Stäbchenschicht der Netzhaut vereinigt werden. Die Zapfen und Stäbchen der Netzhaut sind die lichtempfindlichen Elemente; sie bilden ein Mosaik von Nervenelementen, von denen jedes einzelne durch auffallende Lichtpunkte isoliert erregt werden kann. Oertlich verschiedene Objektpunkte können daher durch Erregung verschiedener Netzhautstellen voneinander unterscheidbare Lichtempfindungen hervorrufen und deshalb getrennt voneinander gesehen werden.

§ 1. Dioptrik (Lichtbrechung) des Auges.

Physikalische Vorbemerkungen.

1. Brechungsindex:

Die Brechung eines Lichtstrahles an der Grenze zwischen zwei Medien

erfolgt so, daß das Verhältnis des Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels eine von der Natur der Medien abhängige Konstante ist, die Brechungsindex heißt. Absoluter Brechungsindex eines Mediums heißt diese Konstante für den Fall, daß der Strahl aus dem luftleeren Raume in das Medium eindringt. Der relative Brechungsindex zweier Medien ist gleich dem absoluten Brechungsindex des zweiten dividiert durch den des ersten Mediums.

2. Maß der Konvergenz eines Strahlenbündels:

Die Konvergenz eines Strahlenbündels in irgend einem Querschnitt wird gemessen durch den reziproken Wert des Abstandes dieses Querschnitts von dem Vereinigungspunkt der Strahlen. Der Abstand wird positiv gerechnet, wenn er im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ wenn er rückwärts von dem Querschnitt liegt; in letzterem Falle ist die Konvergenz negativ, d. h. die Strahlen sind divergent. Reduzierte Konvergenz heißt der reziproke Wert des Abstandes multipliziert mit dem zugehörigen Brechungsindex.

3. Brechung an einer sphärischen Fläche:

Bei der Brechung an einer sphärischen Trennungsfläche zwischen zwei Medien ergibt sich, falls die Strahlen nahezu senkrecht auf die Fläche auffallen, die reduzierte Konvergenz der gebrochenen Strahlen, wenn man zu der reduzierten Konvergenz der einfallenden Strahlen einen Wert addiert, den man die Brechkraft des Systems nennt. Sei n_1 der Brechungsindex des ersten, n_2 der des zweiten Mediums, r der Radius der gekrümmten Fläche, D die Brechkraft, so ist: $D = (n_2 - n_1) : r$. In dieser Formel ist r positiv zu setzen, wenn der Radius im Sinne des Strahlenganges vorwärts, negativ, wenn er rückwärts von der Fläche liegt. Das System ist ein Sammelsystem, wenn D positiv, ein Zerstreuungssystem, wenn D negativ ist.

4. Konjugierte Punkte, Knotenpunkt, Hauptpunkt:

Nach dem angegebenen Satze läßt sich der Ort eines Bildpunktes zu einem gegebenen Objektpunkt berechnen, wenn die Brechungsindices und der Radius bekannt sind. Zwei Punkte, von denen der eine als Bildpunkt zum anderen als Objektpunkt zugehört, heißen konjugierte Punkte.

Eine vom Objektpunkt durch den Krümmungsmittelpunkt der sphärischen Fläche gezogene Gerade gibt die Richtung an, in der der zugehörige Bildpunkt liegt; sie heißt Richtungsstrahl, der Mittelpunkt heißt Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen oder Knotenpunkt. Als optische Achse nehmen wir den durch den Scheitelpunkt der Fläche gehenden Richtungsstrahl an.

Der Scheitelpunkt selbst heißt Hauptpunkt, eine im Scheitelpunkt auf der Achse senkrechte Ebene, soweit sie noch nicht merklich von der gekrümmten Fläche abweicht, heißt Hauptebene. Die Hauptebene stellt ein Paar in eine einzige Ebene zusammenfallender konjugierter Ebenen dar, weil ein in der Hauptebene stehendes Objekt mit seinem Bild zusammenfällt.

5. Brennpunkte und ihre Beziehungen zur Brechkraft:

Strahlen, die parallel der optischen Achse, d. i. mit der Konvergenz 0 einfallen, gehen nach der Brechung durch den 2. Brennpunkt. Strahlen, die nach der Brechung der Achse parallel sind, gehen vor der Brechung durch den 1. Brennpunkt. Seien f_1 und f_2 die Brennweiten, d. s. die Abstände der Brennpunkte von der Fläche, so ergibt sich für die Brechkraft folgende Formel:

$$D = \frac{n_2}{f_2} = -\frac{n_1}{f_1}.$$

In dieser Formel erklärt sich das negative Vorzeichen des letzten Ausdrucks daraus, daß f_1 eine negative Größe ist, wenn f_2 positiv ist, und umgekehrt eine positive Größe, wenn f_2 negativ ist. Die Brechkraft kann nach dieser Formel auch definiert werden als die mit entsprechendem Vorzeichen zu versehende reduzierte Konvergenz der durch einen Brennpunkt gehenden Strahlen.

Als Einheit der Brechkraft gilt die Dioptrie, d. i. die Brechkraft eines Systems, das in einem Medium vom Brechungsindex 1 eine Brennweite von 1 m hat.

Ferner ergibt sich, daß die algebraische Summe der beiden Brennweiten gleich dem Radius der Fläche ist.

Ist einer der Brennpunkte, z. B. der 2., bekannt, so ist in folgender Weise der zu einem Objektpunkt gehörige Bildpunkt zu finden: man zieht von dem Objektpunkt aus eine Gerade parallel zur optischen Achse bis zur Fläche, und von dem Schnittpunkt der Geraden mit der Fläche zieht man eine Gerade durch den 2. Brennpunkt; wo die letztere sich mit dem zugehörigen Richtungsstrahl schneidet, ist der Bildpunkt. Durch Aufsuchen der Bildpunkte zu den Punkten eines Gegenstandes läßt sich in dieser Art das Bild des Gegenstandes konstruieren.

6. Objekt- und Bildgröße:

Die Bildgröße verhält sich zur Objektgröße, wie die reduzierte Konvergenz der einfallenden zu der der gebrochenen Strahlen. Der Wert der Bildgröße wird negativ, wenn das Bild ein umgekehrtes ist. Objekt und Bild sind gleich groß und gleich gerichtet, wenn sie in der Hauptebene stehen.

7. System von mehreren Flächen. Reduziertes System.

Ein optisches System von mehreren sphärischen Flächen zwischen verschiedenen Medien heißt zentriert, wenn die Mittelpunkte sämtlicher Flächen auf einer Geraden liegen; diese Gerade dient als optische Achse.

Zur Berechnung der Wirkung eines solchen Systems setzt man die Wirkung der einzelnen Flächen nacheinander in Rechnung.

Es läßt sich aber zeigen, daß man zur Vereinfachung der Rechnungen ein System von mehreren Flächen hinsichtlich seiner brechenden Wirkung auch ersetzt denken kann durch ein einfaches, bei dem aber die der einen Hauptebene eines einfachsten Systems zukommenden optischen Merkmale auf zwei Hauptebenen verteilt sind derart, daß ein in der 1. Hauptebene stehendes Objekt ein gleich großes und gleich gerichtetes Bild in der 2. Hauptebene hat. Es sind dann alle Abstände nach rückwärts vom 1. Hauptpunkt ab, alle Abstände nach vorwärts vom 2. Hauptpunkt ab zu rechnen; als Brechungsindices werden die des ersten und letzten Mediums in Rechnung gesetzt, und unter Berücksichtigung dieser Besonderheiten läßt sich nun die Rechnung so durchführen, wie bei einem einfachsten System.

Entsprechend den beiden Hauptpunkten gibt es dann auch zwei Knotenpunkte, die durch folgendes charakterisiert sind: Ein in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt hin einfallender Strahl geht nach der Brechung durch den 2. Knotenpunkt seiner früheren Richtung parallel. Der Abstand des 1. Knotenpunktes vom 1. Hauptpunkt und der diesem gleiche Abstand des 2. Knotenpunktes vom 2. Hauptpunkt sind in optischer Hinsicht gleichwertig dem Radius eines einfachsten Systems.

Die Berechnung eines für die Vereinfachung der optischen Rechnungen derart vereinfacht gedachten oder **reduzierten Systems** geschieht so, daß diejenigen beiden konjugierten Punkte aufgesucht werden, für welche das Objekt und das nach der Brechung entstandene Bild gleich groß und gleich

gerichtet sind. Dies sind die Hauptpunkte. Der Abstand des ersten Hauptpunktes von dem ersten Brennpunkt und der des zweiten Hauptpunktes von dem zweiten Brennpunkt sind die in Rechnung zu setzenden Brennweiten. Trägt man dann noch die algebraische Summe der beiden Brennweiten (deren Vorzeichen ja immer entgegengesetzt sind), in der dem Vorzeichen der Summe entsprechenden Richtung von dem 1. resp. 2. Hauptpunkte aus auf der optischen Achse ab, so erhält man den 1. resp. 2. Knotenpunkt.

Haupt-, Knoten- und Brennpunkte zusammen heißen die **Kardinalpunkte** des Systems; sie dienen zur einfachen Berechnung oder Konstruktion der Lage und der Größe des Bildes zu einem gegebenen Objekte.

I. Das dioptrische System des normalen ruhenden Auges.

Das dioptrische System des Auges ist ein Sammelsystem von drei annähernd zentrierten sphärischen Trennungsflächen zwischen vier Medien. Die Medien sind: Luft, Kammerwasser, Linse, Glaskörper. Die Trennungsflächen sind: Vordere Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche. Die optische Achse wird Augenachse genannt.

Die hintere Hornhautfläche kann bei dieser Betrachtung unberücksichtigt bleiben, weil sie parallel der vorderen liegt, und weil das Brechungsvermögen der Hornhaut nahezu gleich dem des Kammerwassers ist.

Der Brechungsindex des Kammerwassers und Glaskörpers beträgt ungefähr 1,34, der der Linse 1,43.

Der Radius der Hornhautfläche beträgt ungefähr 8 mm, der der vorderen Linsenfläche 10 mm, der der hinteren Linsenfläche 6 mm.

Der Abstand des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenscheitel beträgt 3,6 mm, die Linsendicke 3,6 mm. Die Netzhaut liegt 15 mm hinter der hinteren Linsenfläche.

Aus diesen Größen läßt sich die dioptrische Wirkung des Systems berechnen.

Die Brechungsindices sind nur an Leichenaugen, die Radien und Abstände der Flächen auch beim lebenden Menschen bestimmbar.

Die Linse hat einen zwiebelartig geschichteten Bau; die einzelnen Schichten haben verschiedenen Brechungsindex, der Brechungsindex nimmt nach der Mitte zu. Infolge der Schichtung ist die Brechkraft der ganzen Linse größer, als es der Fall sein würde, wenn die Linsensubstanz ganz den Brechungsindex der mittelsten Schicht hätte.

Die Radien werden berechnet aus der Größe der Spiegelbilder, die von bekannten Objekten durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Zur genauen Messung der Größe der Spiegelbilder dient ein von Helmholtz erfundener Apparat, das **Ophthalmometer**.

Die Berechnung der Kardinalpunkte eines reduzierten Systems von derselben brechenden Wirkung, wie das System des Auges, ergibt, daß die beiden Hauptpunkte nur 0,4 mm voneinander entfernt sind; sie liegen einander so nahe, daß man, ohne einen erheblichen Fehler zu begehen, sie als in einem Punkt zusammenfallend ansehen kann; dieser Punkt liegt 2,2 mm hinter der Hornhaut.

Dementsprechend fallen auch die beiden Knotenpunkte in einem Punkt zusammen, der 7,2 mm hinter dem Hornhautscheitel liegt.

Der erste Brennpunkt liegt 12,8 mm vor, der zweite 22,2 mm hinter der Hornhaut.

Oder mit anderen Worten:

Die brechende Wirkung des komplizierten dioptrischen Systems des Auges würde auch erreicht durch ein einfacheres System, in dem die Linse fehlte und ersetzt wäre durch Glaskörper, und in dem der durch das Fehlen der Linse bedingte Ausfall an Brechkraft ersetzt wäre durch stärkere Krümmung und andere Lage der Hornhaut. Der Radius der brechenden Fläche dieses **reduzierten Auges** würde 5 mm betragen, ihr **Knotenpunkt** würde etwa da liegen, wo beim wirklichen Auge der hintere Linsenscheitel liegt; die erste Brennweite des reduzierten Auges würde 15 mm vor, die zweite 20 mm hinter der Fläche liegen. Die Brechkraft des reduzierten Auges beträgt etwa 67 Dioptrien.

Mit Hilfe des reduzierten Auges läßt sich der Strahlengang im Auge in einfachster Weise berechnen und konstruieren.

Die zweite Brennebene des Auges fällt genau in die Zapfen- und Stäbchenschicht der Netzhaut. Bilder von unendlich weit entfernten Objektpunkten, deren Strahlen parallel auf die Hornhaut auffallen, entstehen also in der Netzhaut. Das normale ruhende Auge kann daher unendlich weit entfernte Objekte deutlich sehen.

II. Die Accommodation.

Ein naher Objektpunkt hat sein Bild hinter der Netzhaut des ruhenden Auges; von ihm entsteht in der Netzhaut kein Bildpunkt, sondern ein beleuchteter Kreis, ein Zerstreuungskreis, weil die Strahlen sich hier noch nicht vereinigt haben. Da Zerstreuungskreise benachbarter Objektpunkte sich teilweise überdecken, so ist das Bild naher Objekte in der Netzhaut nicht scharf. Daher kann das ruhende Auge nahe Objekte nicht deutlich sehen.

Um auch von nahen Objekten scharfe Bilder in der Netzhaut zu erhalten, verstärkt das Auge seine Brechkraft durch stärkere Krümmung der Linsenflächen. Dieser Vorgang heißt **Accommodation.**

Beim Menschen zwischen dem 20. und 30. Lebensjahre beträgt im Zustande stärkster Accommodation der Radius der vorderen Linsenfläche 6 mm, der der hinteren 5,5 mm; der vordere Linsenscheitel ist etwas nach vorn gerückt, der hintere an seiner Stelle geblieben. Für diesen Zustand ist auch ein reduziertes Auge zu berechnen; der Radius der sphärischen Trennungsfläche desselben beträgt 4,5 mm, ihr Mittelpunkt liegt 6,8 mm hinter dem Hornhautscheitel des nicht

reduzierten Auges. Die Brechkraft des reduzierten accommodierten Auges beträgt etwa 75 Dioptrien. In diesem Zustande entstehen in der Netzhaut scharfe Bilder von Objekten, die in 120 mm Entfernung vor dem Hornhautscheitel stehen.

Purkinje-Sansonsche Spiegelbilder: Die Aenderung der Linsenkrümmung äußert sich in der Veränderung der Größe und Lage der Bilder, die von den Flächen gespiegelt werden. Von einem Kerzenlicht, das man zur Seite eines Auges aufstellt, sieht man, wenn man von der anderen Seite her in das Auge blickt, drei Spiegelbilder (Fig. 22 F): 1. das Hornhautbild, aufrecht, hell; 2. das vordere Linsenbild neben und etwas hinter dem ersten aufrecht, größer und lichtschwächer als das erste; 3. das kleine und umgekehrte hintere Linsenbild. Beim Sehen in die Nähe werden 2 und 3 kleiner, und 2 rückt näher an 1 (Fig. 22 N), was durch die stärkere Krümmung der Linsenflächen bewirkt wird.

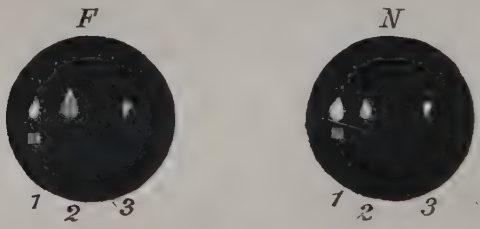


Fig. 22.

Scheiners Versuch. Blickt man mit einem Auge durch zwei dicht nebeneinander stehende Löcher in einem Karton in der Richtung nach einem nahen leuchtenden Punkt, jedoch zunächst an dem Punkt vorbei in die Ferne, so sieht man den leuchtenden Punkt doppelt, fixiert man aber den leuchtenden Punkt, so sieht man ihn einfach. Von den Strahlen des Punktes gehen durch die Löcher zwei dünne Strahlenbündel ins Auge, die sich beim accommodierten Auge zu einem Bildpunkt in der Netzhaut vereinigen, beim nicht accommodierten Auge aber zwei verschiedene Netzhautstellen beleuchten, weil sie sich erst hinter der Netzhaut zu einem Bildpunkt vereinigen würden.

Mechanismus der Accommodation. (Vgl. Fig. 23.) Die Linse L liegt eingeschlossen zwischen den beiden Blättern der Linsenkapsel. Die Blätter der Kapsel gehen am Linsenrande über in die Zonula Zinnii ZZ und Z_1Z_1, das sind Faserzüge, die vom Linsenrande zur Hinterseite der Ciliarfortsätze gehen. Die Aderhaut ist in der Norm etwas gedehnt und gespannt, und sie überträgt ihre Spannung auch auf die Zonula und die Linsenkapselblätter; dadurch wird die Linse in der Richtung von vorne nach hinten zusammengedrückt

und abgeflacht. Das ist der Zustand der Linse im ruhenden Auge (Fig. 23 F).

Die Fasern des Accommodationsmuskels m (Musculus tensor chorioideae oder ciliaris) gehen im Ciliarkörper teils von den Insertionsstellen der Zonula nach vorne zum Hornhautrande (Brückescher Muskel), teils sind sie im hinteren inneren Winkel des Ciliarkörpers zirkulär gerichtet (Müllerscher Muskel). Durch Kontraktion des Muskels werden die Insertionsstellen der Zonula am Ciliarkörper nach vorne und innen (zur Augenachse hin) gezogen, dadurch werden Zonula und Linsenkapsel entspannt, die Linse dehnt sich infolge

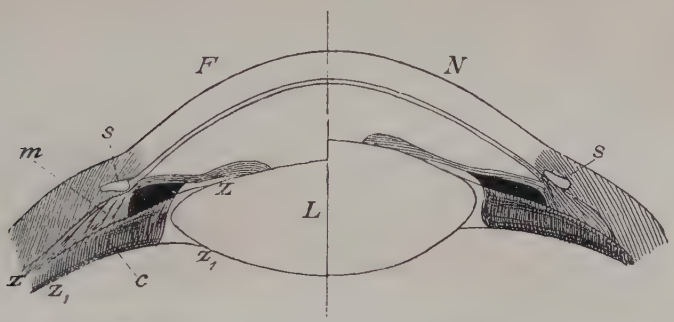


Fig. 23. Gestaltveränderung der Linse bei der Accommodation nach Helmholtz. F: Ferneinstellung. N: Naheinstellung. m: Musc. ciliaris. ZZ, Z_1Z_1: Zonula Zinnii. c: Ciliarfortsatz. L: Linse.

ihrer Elastizität in der Richtung von hinten nach vorne aus, ihre Krümmung wird stärker (Fig. 23 N).

Bei angestrengter Accommodation wird die Zonula Zinnii so sehr entspannt, daß die Linse schlottert.

Der Accommodationsmuskel enthält glatte Muskelfasern. Der Nervus oculomotorius liefert die motorischen Nervenfasern für den Accommodationsmuskel, die in Zellen des Ganglion ciliare eintreten und von da durch die Nervi ciliares breves zum Auge gelangen.

Die Accommodationsmuskeln werden beiderseits immer gleichzeitig und gleich stark erregt. Gleichzeitig mit ihnen werden immer erregt der Musculus rectus internus und der Sphinkter iridis beiderseits, so daß die Accommodation von Konvergenz der Augenachsen und Pupillenverengerung begleitet ist.

Maß der Accommodation. Der Punkt, den das ruhende Auge deutlich sieht, heißt Fernpunkt; der Punkt, den das möglichst stark accommodierte Auge deutlich sieht, heißt Nahepunkt. Die aus dem Nahepunkt kommenden Strahlen werden also vom accom-

modierten Auge gerade so stark konvergent gemacht, wie die aus dem Fernpunkt kommenden Strahlen vom nicht accommodierten Auge. Da aber die Nahepunktstrahlen weniger konvergent einfallen, als die Fernpunktstrahlen, so erhält das Auge durch die Accommodation einen Zuwachs an Brechkraft, der gleich dem Unterschiede der Konvergenzwerte der Fernpunkt- und der Nahepunktstrahlen ist.

Beim normalen jugendlichen Auge, im 20. bis 30. Lebensjahre, dessen Nahepunkt 0,12 m, dessen Fernpunkt unendlich weit entfernt von der Hornhaut ist, beträgt mithin der accommodative Zuwachs an Brechkraft oder die **Accommodationskraft**:

$$\left(\frac{1}{\infty} - \frac{1}{-0{,}12}\right) \text{Dioptrien} = 8{,}3 \text{ Dioptrien}.$$

Die zwischen Fernpunkt und Nahepunkt gelegene Strecke, die also alle die Punkte umfaßt, auf welche das Auge sich einstellen kann, heißt Accommodationsgebiet.

Im Alter wird die Entfernung des Nahepunkts vom Auge größer, die Accommodationskraft nimmt ab, weil die Linse starr wird (Presbyopie).

Refraktionsanomalien (Kurzsichtigkeit oder Myopie, Uebersichtigkeit oder Hypermetropie) beruhen meist auf abnormer Lage der Netzhaut. Bei **Myopie** liegt die Netzhaut weiter hinten als normal, parallel einfallende Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit sie sich in der Netzhaut vereinigen, muß die hierfür zu große Brechkraft des Auges korrigiert werden durch eine vorgesetzte Zerstreuungslinse. Bei **Hypermetropie** liegt die Netzhaut weiter vorn, als normal; parallel einfallende Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut; damit sie sich bei ruhendem Auge in der Netzhaut vereinigen, muß die hierfür zu kleine Brechkraft des Auges korrigiert werden durch eine vorgesetzte Sammellinse. **Emmetrop** wird das normale Auge genannt, bei dem in Ruhe der zweite Brennpunkt in der Netzhaut liegt.

Periskopie des Auges ist seine Fähigkeit, weit seitlich von der Augenachse gelegene Punkte noch nahezu deutlich zu sehen. Die bisher erörterten Gesetze gelten nämlich nur für Strahlenbündel, die fast parallel der optischen Achse und annähernd senkrecht durch die brechenden Flächen gehen. Strahlen von einem weit seitlich gelegenen Objektpunkte sammeln sich nicht genau in einem Bildpunkt, sondern sind nur an zwei Stellen hintereinander konzentriert auf zwei kleine linienförmige Querschnitte, von denen der hintere als Analogon eines Bildpunktes betrachtet werden kann. Diese uneigentlichen Bildpunkte von seitlich gelegenen, unendlich weit entfernten Objektpunkten liegen alle auf einer krummen Fläche, die annähernd mit der gekrümmten Netzhautfläche zusammenfällt. Das gilt aber nur für das nicht reduzierte Auge. Beim reduzierten Auge fällt die krumme Fläche nicht mit der Netzhaut zusammen.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates.

1. Sphärische Aberration. Die auf eine sphärische Trennungsfläche

schräg auffallenden Randstrahlen eines Strahlenbündels werden stärker gebrochen als die zentralen, so daß die Strahlen sich nicht genau in einem Punkte vereinigen. Beim Auge ist die sphärische Aberration eingeschränkt, weil die Randstrahlen durch die Iris abgeblendet werden.

2. **Chromatische Aberration.** Die verschiedenen Spektralfarben werden verschieden stark gebrochen, Violett stärker als Rot, daher vereinigen sich die violetten Strahlen früher zum Bilde als die roten. Beim Sehen stört dies gewöhnlich nicht, kann aber beobachtet werden, wenn man gerade die Hälfte der Pupille eines Auges durch einen Schirm bedeckt und nun mit dem Auge ein weißes Objekt ansieht; man bemerkt dann am Rande des Objekts wegen der chromatischen Aberration farbige Streifen.

3. **Astigmatismus.** Die Krümmung der Trennungsflächen kann in verschiedenen Meridianen verschieden stark sein, so daß die in einem Meridian einfallenden Strahlen eines Strahlenbündels anders gebrochen werden und sich daher an anderer Stelle vereinigen, als die in einem anderen Meridian einfallenden. Steht der Meridian mit der stärksten Krümmung senkrecht zu dem Meridian mit der schwächsten Krümmung, so bildet der Querschnitt eines Bündels parallel einfallender Strahlen nach der Brechung an zwei Stellen Brennlinien, von denen die erste in der Richtung des Meridians der schwächsten Krümmung, die andere in der Richtung des Meridians der stärksten Krümmung steht. In geringem Maße ist das normale Auge astigmatisch; meist ist hier im senkrechten Meridian die Krümmung der Hornhaut am stärksten. Infolge des Astigmatismus sieht man von einer Anzahl schwarzer Linien, die auf weißem Papier so gezogen sind, daß sie sich alle in einem Punkte schneiden, nur immer eine scharf, die anderen, besonders die auf der scharf gesehenen senkrechte, weniger scharf. Hochgradiger Astigmatismus bedingt Sehstörungen, die korrigiert werden durch Vorsetzen eines Glases mit zylindrischer Krümmung vor das Auge.

Die auf sphärischer und chromatischer Aberration, sowie auf Astigmatismus beruhenden Unvollkommenheiten des Auges bewirken, daß ein Objektpunkt nicht punktförmig, sondern in Form einer kleinen Lichtfläche abgebildet wird. Für die Lichtwahrnehmung kommt jedoch nur ein sehr kleiner Teil dieser Lichtfläche in Betracht, weil das Licht nur in der Mitte dieser Fläche sehr intensiv, in den Randteilen aber sehr schwach ist.

4. **Entoptische Erscheinungen.** Trübungen der brechenden Medien, die nicht nur in kranken, sondern auch in gesunden Augen vorkommen (Zellen und Fasern des Linsen- und Glaskörpergewebes, Auflagerungen von Staub oder Schleimflocken auf der Hornhaut), verhindern den Durchtritt des Lichtes und werfen Schatten auf die Netzhaut, die man als Trübungen im hellen Gesichtsfelde sieht. Man kann sie besonders gut sehen, wenn man in den ersten Brennpunkt eine Lichtquelle stellt, deren Lichtstrahlen parallel durch den Glaskörper gehen. Bei Bewegungen der Augen bewegt sich der scheinbare Ort der Trübungen mit: Mouches volantes. Hierher gehört auch der Schatten, den die Aderfigur wirft (siehe S. 216). Auch die Bewegung der Blutkörperchen in den Kapillaren der Netzhaut ist unter Umständen entoptisch zu sehen in Form bewegter Punkte.

III. Die dioptrische Bedeutung der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln mit glatten Muskelfasern:

1. Sphinkter pupillae, einen Ringmuskel, dessen Kontraktion die Pupille verengt. Er ist innerviert von Oculomotoriusfasern, die

zunächst in Zellen des Ganglion ciliare endigen; von da gehen sie in den kurzen Ciliarnerven zum Sphinkter.

2. Dilatator pupillae, radiär gestellte Fasern, deren Kontraktion die Pupille erweitert. Er ist innerviert von Sympathicusfasern, die, ohne das Ganglion ciliare zu durchsetzen, durch die langen Ciliarnerven ins Auge gehen.

Beide Muskeln sind tonisch erregt. Durchschneiden des Oculomotorius bewirkt Erweiterung, Durchschneiden des Sympathicus Verengerung der Pupille.

Der Tonus des Sphinkter ist wesentlich reflektorischer Natur, denn nach Durchschneiden des Opticus tritt auch Pupillenerweiterung ein.

Die **Iris**, die wegen ihres Pigmentgehaltes undurchsichtig ist, dient:

1. Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, wodurch die sphärische Aberration beschränkt, mithin das Bild auf der Netzhaut verschärft wird (siehe S. 212).

Zur Verschärfung der Bilder trägt die Verengerung der Pupille auch noch insofern bei, als die Zerstreuungskreise von Objektpunkten, auf die das Auge nicht genau accommodiert ist, bei engerer Pupille kleiner werden.

2. Zur Regulation des Lichteinfalls ins Auge. Die Pupille wird umso enger, je mehr Licht ins Auge fällt. Die Verengerung der Pupillen erfolgt reflektorisch. Zentripetale Nerven für diesen Reflex sind diejenigen Fasern des Nervus opticus, die zu den vorderen Vierhügeln gehen. Durch die reflektorische Pupillenverengerung wird zu starke Belichtung der Netzhaut verhindert, weil umso weniger Licht ins Auge gelangen kann, je enger die Pupille ist.

Beide Pupillen sind in der Norm gleich weit; die Veränderung der Pupillenweite erfolgt beiderseits, selbst wenn die Belichtung nur eines Auges geändert wird: konsensueller Pupillarreflex.

Pupillenverengerung erfolgt ferner gleichzeitig mit Accommodation und Konvergenzbewegung beider Augen.

Ueber die Lage der Innervationszentren für die Irismuskeln siehe S. 187 und 194.

Auf die Pupille wirken ferner:
1. verengernd: Schlaf, Gifte (Physostigmin);
2. erweiternd: Reizung mancher sensibler Nerven, Muskelanstrengung, Dyspnoë, Gifte (Atropin).

Auch der Accommodationsmuskel wird durch Physostigmin erregt, durch Atropin gelähmt.

IV. **Der Augenspiegel.**

Wegen der Undurchsichtigkeit der Chorioidea und Iris kann von der Seite her Licht nicht in das Auge fallen, sondern nur von

vorne. Das Auge ist eine Camera obscura. Infolge der Brechung im Auge geht das ins Auge gelangende Licht, wenn es von der Netzhaut reflektiert wird, wieder in der Richtung nach der Lichtquelle zurück. Wir sehen deshalb ohne besondere Hilfsmittel den Augenhintergrund unserer Mitmenschen nicht erleuchtet, weil unsere eigenen Augen kein Licht ausstrahlen, das jene Augen erleuchten könnte.

Stellt man aber zwischen zwei Augen A und B (Fig. 24) einen Spiegel SS, in dessen Mitte ein Loch ist, so auf, daß er Lichtstrahlen, die von einer seitlich aufgestellten Flamme F kommen, ins Auge B wirft, so wird ein Teil der Strahlen, die vom Augenhintergrund des Auges B reflektiert werden, nach dem Austritt aus B durch das Loch im Spiegel zum Auge A gelangen können. Das

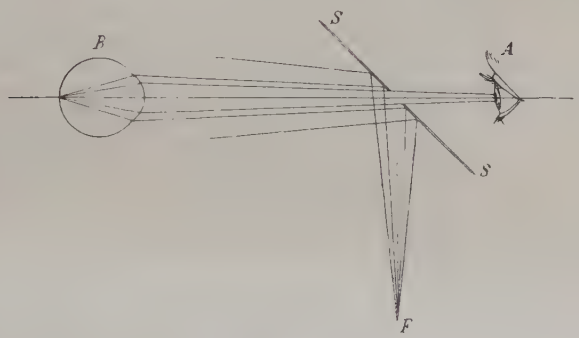


Fig. 24.

Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B erleuchtet. Sind beide Augen emmetrop und in Ruhe, so treten die von einem Punkte des Auges B reflektierten Strahlen parallel aus, und das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B aufrecht und vergrößert. Wenn aber B accommodiert hat oder myop ist — der Fall ist in Fig. 24 gezeichnet —, so gehen die Strahlen aus B konvergent heraus; in diesem Falle kann doch die Beobachtung im aufrechten Bilde vorgenommen werden dadurch, daß zwischen A und B eine Zerstreuungslinse aufgestellt wird, die die Strahlen in A parallel oder divergent eintreten läßt. Stellt man zwischen B und S eine Sammellinse von hinreichender Stärke, so vereinigen sich die reflektierten Strahlen an einer Stelle zwischen S und der Linse zu einem umgekehrten reellen Bilde des Augenhintergrundes von B, das vom Auge A beobachtet werden kann: Beobachtung im umgekehrten Bilde.

Beim Albino gelangt durch die pigmentlose durchscheinende Iris und Chorioidea diffuses Licht ins Auge, das den Augenhintergrund erleuchtet erscheinen läßt. Verhindert man den Eintritt des diffusen Lichtes durch ein dicht vors Auge gesetztes Diaphragma, so sieht auch hier der Augenhintergrund schwarz aus.

§ 2. Netzhauterregung, Lichtempfindung.

Die lichtempfindlichen Apparate der Netzhaut sind die **Zapfen** und **Stäbchen.** Von ihnen aus geht die Erregung durch die weiteren nervösen Teile der Netzhaut auf die Opticusfasern über und von da ins Gehirn.

Die nervösen Teile der Netzhaut, die in ein bindegewebiges Stützgerüst eingelagert sind, bestehen aus drei hintereinander geschalteten Nervenzellschichten (siehe Fig. 25):

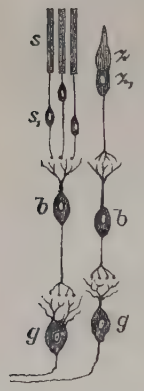


Fig. 25. Schema der nervösen Teile der Netzhaut.

1. Die Neuroepithelzellen, d. s. die Stäbchen (s) und Zapfen (z) mit ihren kernhaltigen Teilen (Stäbchen- und Zapfenkörner, s_1 und z_1), die durch Fortsätze verbunden sind mit den äußeren Fortsätzen der

2. Bipolarzellen (b). Die inneren Fortsätze der Bipolarzellen verbinden sich mit den Protoplasmafortsätzen der

3. Ganglienzellen (g), deren Achsenzylinderfortsätze die Opticusfasern sind.

Außerdem sind in der Netzhaut noch andere Nervenzellen, sowie auch zentrifugale Nervenfasern gefunden worden, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht bekannt ist.

Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen liegen in der (vom Augapfelzentrum aus betrachtet) äußersten Netzhautschicht, außerhalb der Membrana limitans externa; um zu ihnen zu gelangen, muß das vom Glaskörper herkommende Licht erst alle anderen Netzhautschichten passieren.

In der Macula lutea enthält die äußerste Netzhautschicht nur Zapfen, in den übrigen Teilen Stäbchen und Zapfen gemischt. In der Mitte der Macula lutea, d. i. in der Fovea centralis, sind die Zapfen 2—2,5 μ dick, in der Peripherie 6—7 μ. Die Stäbchen sind etwa 2 μ dick. Jedes Stäbchen und jeder Zapfen besteht aus einem Innengliede und einem Außengliede. Das Innenglied enthält an seinem äußeren Ende einen ellipsoïden Körper.

Außen von der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt eine Schicht von Pigmentepithelzellen mit feinen Protoplasmafortsätzen, die zwischen die Stäbchen und Zapfen eindringen.

Die Gefäßschattenfigur liefert den Beweis, daß die Zapfen und Stäbchen die lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut enthalten. Man stelle in einem Dunkelzimmer seitlich von einem Auge (bei a Fig. 26) ein Licht auf (bei geschlossenem anderen Auge). Das Licht beleuchtet die Netzhautstelle b, die man findet, wenn man von a durch den Knotenpunkt k eine Gerade bis zur Netzhaut zieht. Von b gehen reflektierte Strahlen aus, die noch andere Netzhautteile beleuchten. Die Ursache der dadurch entstandenen Lichtempfindung verlegen wir außerhalb unseres

Auges; wir sehen das Gesichtsfeld daher schwach erleuchtet. Einer der von b reflektierten Strahlen trifft nun auf das Netzhautgefäß g; deshalb bleibt die Netzhautstelle c unbeleuchtet, und wir sehen in der Richtung c d (d. i. in der Richtung von c durch den Knotenpunkt) eine dunkle Stelle im Gesichtsfeld. Die Schatten, die so von den sämtlichen Netzhaut-

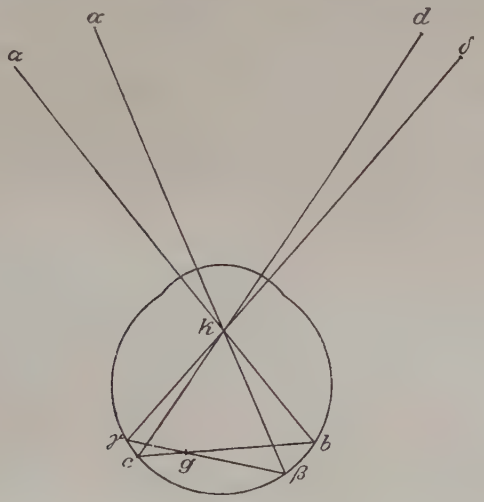


Fig. 26.

gefäßen auf der lichtempfindlichen Schicht entworfen werden, sind wahrzunehmen als schwarze verästelte Linien im Gesichtsfelde. Verschiebt man das Licht von a nach α, so verschiebt sich auch der scheinbare Ort des Gefäßschattens von d nach δ, wie die Konstruktion der Figur zeigt. Aus der Größe beider Verschiebungen läßt sich berechnen, wie weit g von c entfernt ist; es ergibt sich, daß die Entfernung dem Abstand der gefäßhaltigen Nervenfaserschicht von der Stäbchen- und Zapfenschicht entspricht.

Das zum deutlichen Sehen nötige scharfe Bild hat seinen Ort in den

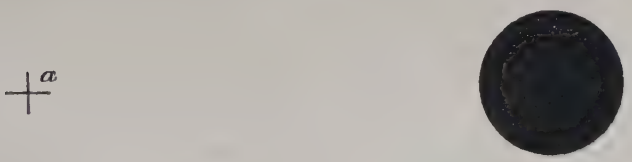


Fig. 27.

Stäbchen- und Zapfeninnengliedern nahe der Membrana limitans externa. Von diesem Orte aus wird das Licht, das in ein Stäbchen oder einen Zapfen gelangt ist, durch Lichtbrechung in den Stäbchen- und Zapfenellipsoïden zu dem Außenglied weiter geleitet.

Die Eintrittstelle des Nervus opticus ist nicht lichtempfindlich, weil hier die Stäbchen und Zapfen fehlen. Beim Sehen wird der Mangel an Lichtempfindungen an dieser Stelle ersetzt durch Vorstellungen von Ob-

jekten. Wenn man bei geschlossenem linken Auge mit dem rechten das Kreuz a (Fig. 27) fixiert und das Buch etwa 25 cm vom Auge entfernt hält, dann wird der schwarze Kreis unsichtbar, weil sein Bild auf den Opticuseintritt fällt.

Man vermutet, daß in den lichtempfindlichen Apparaten durch Licht zersetzbare Substanzen, die sogenannten Sehstoffe liegen, deren Zersetzung den Erregungsprozeß auslöst.

I. Objektiv nachweisbare Veränderungen der Netzhaut durch Licht.

In der Netzhaut sind Veränderungen durch Licht nachgewiesen worden, deren Beziehung zur Erregung der Lichtempfindung freilich noch nicht völlig klargestellt ist.

Sehpurpur (Rhodopsin) ist ein in den Stäbchenaußengliedern vorkommender roter Farbstoff, der durch Licht entfärbt wird, sich aber im Dunkeln wieder herstellt, sogar in ausgeschnittenen Augen (beim Kaninchen in $^1/_2$ Stunde, beim Frosch in 1—2 Stunden). Die Regeneration erfolgt vom Pigmentepithel aus. Der Sehpurpur kann mindestens nicht der alleinige Sehstoff sein, denn er fehlt in der Macula lutea des Menschen, also an der Stelle des direkten Sehens (siehe S. 224).

Der Sehpurpur kann durch eine wässerige Lösung von gallensauren Salzen aus der frischen Netzhaut extrahiert werden. Es muß das im Dunkeln oder bei Natriumlicht geschehen, weil auch der extrahierte Sehpurpur durch Tageslicht gebleicht wird, nicht aber durch rotes oder gelbes Licht. Die Zusammensetzung des Sehpurpurs ist nicht bekannt.

Bei Fröschen sammelt sich das Pigment der Epithelschicht im Dunkeln in den Zellkörpern an, bei Belichtung rückt es längs der Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen. Diese Pigmentwanderung erfolgt freilich auch in einem Auge schon dann, wenn nur das andere Auge oder gar nur eine Hautstelle belichtet wird; sie wird in diesem Falle wohl durch zentrifugale Opticusfasern vermittelt.

Das Pigment hat keine direkte Beziehung zum Zustandekommen der Lichtempfindung, denn pigmentfreie Individuen (Albinos) können doch sehen.

Bei Fröschen und Fischen verkürzen und verdicken sich die Innenglieder der Zapfen nach Belichtung.

An belichteten Netzhäuten hat man gewisse elektrische Erscheinungen beobachtet, die in Zusammenhang mit der Erregung stehen, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

Die Netzhautelemente, besonders die Zapfenkörner, sollen nach Belichtung mit sauren Farbstoffen schwächer färbbar sein als ohne Belichtung.

II. Lichtempfindung.

A. Intensität der Lichtempfindung.

Die Intensität der Lichtempfindung hängt ab:

1. von der Reizintensität. Die Intensität der Empfindung

ist umso größer, je stärker das einwirkende Licht ist. Die Empfindlichkeit für Reizunterschiede entspricht innerhalb gewisser Grenzen dem Weberschen Gesetz (siehe S. 205);

2. von der Größe der beleuchteten Netzhautfläche. Ein kleines helles Objekt kann dunkler aussehen als ein größeres, weniger helles; dies ist besonders leicht bei Beobachtung lichtschwacher Objekte in der Dämmerung wahrzunehmen;

3. von der Helligkeit der Umgebung des beobachteten Objekts. Ein Licht sieht heller aus auf einem dunklen Grunde, als auf einem hellen (simultaner Kontrast). Dieser Kontrast ist am größten an der Grenze zwischen Hell und Dunkel (Randkontrast); z. B. erscheinen weiße Objekte auf dunklem Grunde von einem sehr dunklen Hofe umgeben.

Irradiation. Helle Gegenstände sehen auf dunklem Grunde größer aus, als ihrer wirklichen Größe entspricht. Das beruht entweder darauf, daß die Erregung von einer gereizten Netzhautstelle auf benachbarte ausstrahlt, oder darauf, daß infolge mangelhafter Accommodation das Bild der hellen Gegenstände durch Zerstreuungskreise vergrößert wird.

4. von der Dauer der Lichteinwirkung.

a) Anklingen der Lichtempfindung. Vom Beginne der Einwirkung eines Lichtreizes ab vergeht eine merkliche Zeit, etwa 0,16 Sek., bis die Lichtempfindung ihre größte Intensität erreicht hat. Daher sieht ein helles Licht, das sehr kurze Zeit einwirkt, dunkler aus als ein weniger helles, aber länger einwirkendes.

b) Abklingen der Lichtempfindung, positives Nachbild. Verschwindet ein Lichtreiz plötzlich, so hält die Lichtempfindung danach noch einige Zeit an. Diese Erscheinung wird positives Nachbild genannt.

Hierauf beruht die bekannte Erscheinung, daß, wenn man im Dunkeln ein Stück glühender Kohle schnell hin und her bewegt, nicht etwa das Stück als leuchtender Punkt immer gerade an dem Ort zu sehen ist, an dem es sich jeweils befindet, sondern daß man einen feurigen Streifen, entsprechend der Bahn des bewegten Kohlestücks, wahrnimmt. Es werden hierbei immer neue Netzhautstellen gereizt, bevor die Erregung in den anderen, früher gereizten, vollständig abgeklungen ist.

Die einzelnen Lichtempfindungen, die von einer Reihe schnell aufeinander folgender einzelner Lichtreize herrühren, verschmelzen infolge des An- und Abklingens zu einer gleichmäßigen Lichtempfindung. Jeder einzelne Reiz verstärkt, jedes lichtlose Intervall vermindert die Netzhauterregung um einen gewissen Betrag; bei hinreichend schneller Reizfolge sind die Erregungsschwankungen so klein, daß sie nicht mehr bemerkt werden. Die Intensität der Lichtempfindung ist in diesem Falle geradeso groß, als bei dauernder Einwirkung eines entsprechend schwächeren Lichtes: Talbotscher Satz.

Nach kurzdauernder Belichtung klingt die Netzhauterregung nicht stetig ab, sondern es treten mehrere voneinander getrennte positive Nach-

bilder auf. Ueber die Zahl und das Verhalten dieser positiven Nachbilder lauten die Angaben der Autoren aber noch verschieden.

c) Veränderung der Erregbarkeit der Netzhaut durch Belichtung. Negatives Nachbild oder Successivkontrast.

Bei dauernder Einwirkung eines Lichtreizes nimmt die Intensität der Empfindung infolge Herabsetzung der Erregbarkeit der Netzhaut ab.

Fixiert man ein helles Objekt auf dunklem Grunde einige Zeit und blickt dann auf eine gleichmäßig helle Fläche, so sieht man letztere nicht gleichmäßig hell, sondern auf ihr eine dunkle Stelle, entsprechend dem vorher fixierten Objekt und der durch die Belichtung weniger erregbar gewordenen Netzhautstelle. Diese Erscheinung wird negatives Nachbild oder Successivkontrast genannt.

Auf Herabsetzung und Wiederzunahme der Erregbarkeit beruht auch die Anpassung der Netzhaut an verschiedene Helligkeiten oder die Adaptation. Tritt man aus einem hellen Raum in einen dunklen, so sieht man zuerst schlecht, weil die Netzhaut wenig erregbar ist; allmählich tritt durch Erholung der Netzhaut größere Erregbarkeit und daher besseres Sehen im Dunkeln ein. Tritt man aus einem dunklen Raum in einen hellen, so wirkt das Licht zuerst blendend wegen der großen Erregbarkeit der Netzhaut, die allmählich durch die Belichtung vermindert wird.

B. Qualitäten der Lichtempfindungen.

Die Netzhaut wird nur erregt durch Aetherwellen, deren Wellenlänge zwischen 0,8 und 0,4 μ liegt. Diese sichtbaren Wellen sind im Tageslicht enthalten.

Streng genommen kommen freilich nicht alle sichtbaren Strahlen im Tageslicht vor, es fehlen die den Fraunhoferschen Linien entsprechenden.

Das Tageslicht erregt die Empfindung **weiß.** Ein Weiß von geringer Intensität nennen wir **grau.** Gegenstände, die keine die Netzhaut erregenden Strahlen aussenden, sehen **schwarz** aus.

Die sichtbaren Strahlen sind umso brechbarer, je kleiner ihre Wellenlänge ist. Wenn man sie durch Brechung mittels eines Prisma voneinander trennt, bemerkt man, daß sie einzeln verschiedenartige Lichtempfindungen hervorbringen, die man **Farbenempfindungen** nennt.

So wird erzeugt die Empfindung:

Rot:	durch Strahlen	von	0,7	μ	Wellenlänge
Gelb:	„ „	„	0,6	„	„
Blaugrün:	„ „	„	0,5	„	„
Violett:	„ „	„	0,4	„	„

Die Farbenempfindungen entstehen jedoch nur bei mittlerer

Intensität der einfachen oder homogenen Strahlen. Die Strahlen, die bei mittlerer Intensität Farbenempfindungen hervorrufen, erscheinen bei sehr großer und sehr geringer Intensität farblos.

Purkinjesches Phänomen: Vermindert man die Intensität der homogenen Strahlen, so ändert sich ihre relative Helligkeit. Das spektrale Rot sieht bei mittlerer Intensität heller, bei sehr geringer dunkler aus als das Blau. Die am hellsten erscheinende Stelle des Spektrums wandert dementsprechend bei Verminderung der Intensität des ganzen Spektrums von dem Gelbgrün zum Grünblau. Dies ist besonders leicht zu beobachten, wenn die Intensität der Strahlen so vermindert wird, daß sie farblos aussehen, und wenn das Auge dunkeladaptiert ist.

Mischfarben entstehen durch gleichzeitige Einwirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge auf die Netzhaut. Von den Mischfarben kommen die durch Mischung von Rot mit Violett zu erhaltenden Purpurfarben nicht unter den Spektralfarben vor; die übrigen vorkommenden Mischfarben stimmen hinsichtlich ihres Farbentones mit Spektralfarben überein.

Die Mischfarben, welche hinsichtlich ihres Farbentones mit Spektralfarben übereinstimmen, sehen zum Teil weißlicher, d. h. weniger gesättigt aus, als die entsprechenden Spektralfarben. Z. B. liefern das spektrale Grün und Violett gemischt ein Blau, das weißlicher aussieht, als das Blau des Spektrums.

Komplementärfarben heißen zwei Farben, deren Mischung die farblose Empfindung Weiß gibt. Komplementäre Farbenpaare sind z. B. Rot und Grünblau, Orange und Blau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett.

Durch passende Mischungen von einfachem Rot, Grün und Blau lassen sich alle überhaupt vorkommenden farbigen und auch die farblosen Empfindungen hervorrufen.

Die **Farbentheorien** führen die vielen verschiedenen Farbenempfindungen auf gleichzeitige, aber verschieden starke Erregung nur weniger Grundempfindungen zurück.

Die **Young-Helmholtzsche Theorie** nimmt drei Grundempfindungen an: Rot, Grün und Blau, die bei Einwirkung eines Lichtes immer gleichzeitig erregt werden, aber von den einzelnen homogenen Strahlen verschieden stark. Durch die verschiedenen Mischungen der Grundempfindungen kommen die verschiedenen Farbenempfindungen zu stande. Gleich starke Erregung aller drei Grundempfindungen bewirkt die Empfindung „Weiß".

Die **Heringsche Theorie** der Gegenfarben nimmt sechs Grundempfindungen an, die in drei Gruppen zu je zwei Empfindungen eingeteilt werden und zwar: 1. Weiß und Schwarz, 2. Rot und Grün, 3. Blau und Gelb. Für jede Gruppe wird eine Sehsubstanz angenommen, deren Veränderung die Empfindung hervorbringt. Die Veränderung der Substanz kann von zweierlei

Art sein: Die eine Art der Veränderung bewirkt die eine Empfindung, die andere, der ersten Art entgegengesetzte, bewirkt die andere Empfindung. Von den beiden einander entgegengesetzten Prozessen soll der eine die Dissimilation, der andere die Assimilation der Sehsubstanz sein.

Die Netzhaut ist nur in ihren zentralen Teilen mit dem vollständigen Farbensinn ausgestattet. In einer mehr peripheren Zone der Netzhaut besteht Rotgrünblindheit und die äußerste Netzhautzone ist total farbenblind.

Außer der normalen Farbenblindheit in der Netzhautperipherie kommt auch abnorme Farbenblindheit der ganzen Netzhaut vor.

Die Farbenblindheit kann sein eine

1. totale, bei der jegliche Farbenempfindung fehlt und die Gegenstände nur farblos gesehen werden;

2. partielle, bei der bloß zwei Arten von Farbenempfindungen vorhanden sind. Es kommen vor:

a) Die häufigere Form, die Rot-Grün-Blindheit, bei der von den Farbenempfindungen nur Blau und Gelb vorhanden sind, ein gewisses Rot und ein gewisses Grün aber farblos gesehen werden;

b) die seltene Blau-Gelb-Blindheit, bei der nur die Rot- und Grünempfindung vorhanden sind, Blau und Gelb farblos gesehen werden.

Die Rot-Grün-Blinden sind übrigens noch in zwei Gruppen einzuteilen, die sich hauptsächlich unterscheiden durch typische Verschiedenheiten der relativen Helligkeit, in der die Spektrallichter gesehen werden. Bei der einen Form der Rot-Grün-Blindheit, der Protanopie, sieht langwelliges Licht relativ sehr viel dunkler aus, als bei der anderen Form, der Deuteranopie, und als bei dem normalen Farbenempfindungsvermögen.

Zwischen der Protanopie, resp. Deuteranopie und dem normalen Farbenempfindungsvermögen gibt es noch Uebergänge, die als anomale trichromatische Systeme (Rotschwäche und Grünschwäche) bezeichnet werden.

Man führt das Wesen der Farbenblindheit zurück auf das Fehlen gewisser Grundempfindungen oder auf mangelhafte Entwicklung der farbenempfindlichen Elemente.

Wahrscheinlich enthalten nur die Zapfen den farbenempfindlichen Apparat, während von den Stäbchen nur die Empfindung eines Weiß von geringer Intensität vermittelt wird, und zwar durch Zersetzung des Sehpurpurs. Die Stäbchen allein werden wahrscheinlich schon durch Lichter von geringer Intensität erregt, die farblos erscheinen, weil sie die Zapfen noch nicht zu erregen vermögen. Mit den Stäbchen würden wir demnach hauptsächlich in der Dämmerung, mit den Zapfen vor allem im Hellen sehen. Diese Lehre stützt sich hauptsächlich auf folgende Beobachtungen:

1. Der Sehpurpur wird am stärksten zersetzt durch die grünlich blauen Spektrallichter, welche bei geringer Intensität des Spektrums von den stäbchenhaltigen seitlichen Netzhautteilen am hellsten gesehen werden. Für die stäbchenfreie Fovea centralis gilt diese Uebereinstimmung nicht; das Purkinjesche Phänomen (siehe S. 221) ist nur mit den peripheren Netzhautteilen, nicht mit der Fovea zu beobachten.

2. In der Dämmerung wird mit der Fovea centralis überhaupt schlechter gesehen, als mit den seitlichen Netzhautteilen. Die Fovea adaptiert sich weniger gut an die Dunkelheit, als die peripheren Netzhautteile.

3. Tiere mit nächtlicher Lebensweise haben nur Stäbchen, keine Zapfen.

Das negative Nachbild einer Farbenempfindung erscheint gefärbt in der entsprechenden Komplementärfarbe.

Ein farbiges Licht auf farblosem Grunde ruft einen farbigen

simultanen Kontrast hervor; der Grund erscheint dem farbigen Licht komplementär gefärbt.

§ 3. Die Lokalisation der Lichtempfindungen.

I. Uniokulares Sehen.

1. **Uniokularsehen mit unbewegtem Auge.** Die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut ist mosaikartig aufgebaut aus Elementen, von denen jedes einzelne isoliert erregbar ist und bei seiner Erregung eine mit besonderem Lokalzeichen behaftete Empfindung hervorruft. Unser Bewußtsein lokalisiert die Lichtempfindung, die ein gereiztes Element hervorruft, in den Raum vor dem Auge. Die Lokalisation erfolgt nahezu in der Richtung des von dem Element aus durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungsstrahles (siehe S. 206), d. h. in der Richtung, in der unter normalen Verhältnissen der Objektpunkt, welcher das die Erregung des Elements verursachende Licht aussendet, auch tatsächlich liegt. Wir verlegen also die Lichtempfindungen in die Richtung vor dem Auge, in der auch die Objekte, welche die Netzhaut erregen, stehen.

Sehschärfe heißt der Grad der Genauigkeit der Lokalisation der Lichtempfindungen. Als Maß der Sehschärfe wird meist der **kleinste Gesichtswinkel** angegeben, bei dem zwei Objektpunkte noch räumlich gesondert voneinander gesehen werden. Gesichtswinkel ist der Winkel, den die von den Objektpunkten aus gezogenen Richtungsstrahlen miteinander bilden.

Damit zwei Objektpunkte räumlich gesondert zu sehen sind, müssen ihre Bildpunkte zwei lichtempfindliche Elemente erregen, zwischen denen mindestens ein weniger erregtes drittes liegt; der kleinste Abstand der Bildpunkte voneinander, bei dem dies möglich ist, ist demnach etwas größer, als der Durchmesser eines Elements.

Die **Fovea centralis** hat die größte Sehschärfe; mit ihr können unter günstigen Bedingungen noch Objektpunkte gesondert gesehen werden bei einem Gesichtswinkel von 50″; dies entspricht einem Abstand der Bildpunkte auf der Netzhaut von etwa 4 μ, d. i. etwas mehr als die Zapfendicke. In der Fovea bildet daher jeder Zapfen ein lichtempfindliches Element.

Lageverschiedenheiten sind von der Fovea sogar noch unter kleinerem Gesichtswinkel zu erkennen. Wird z. B. von zwei senkrechten, übereinander stehenden Lichtlinien die obere gegen die untere in horizontaler Richtung verschoben um einen Betrag, der einem Gesichtswinkel von 10″ entspricht, so ist schon die Lageverschiedenheit der Linien wahrnehmbar.

Die Fovea, als die Stelle des schärfsten Sehens, richten wir auf den Objektpunkt, den wir scharf sehen wollen; dieser Punkt heißt **fixierter Punkt** oder uniokularer Blickpunkt; die zugehörige Richtungslinie heißt **Gesichtslinie.** Das Sehen mit der Fovea nennen wir direktes Sehen.

Die Gesichtslinie fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern sie weicht nach vorne etwas medianwärts von der Augenachse ab. Der von beiden gebildete Winkel wird „Winkel α" genannt; er beträgt etwa 5°.

Die Augenärzte nehmen als normal für die Fovea einen kleinsten Gesichtswinkel von 5 Minuten an, was für die von ihnen geübte Sehschärfebestimmung (Lesen von Buchstaben) auch zutrifft.

Die peripheren Teile der Netzhaut dienen dem indirekten Sehen; sie haben geringere Sehschärfe. In der Netzhautperipherie bilden immer mehrere Stäbchen und Zapfen zusammen ein lichtempfindliches Element.

An einer medianwärts von der Fovea gelegenen Netzhautstelle, deren Richtungslinie mit der Gesichtslinie einen Winkel von 10° bildet, beträgt z. B. die Sehschärfe nur etwa $^1/_5$ der der Fovea; bei einem Winkelabstand von 20° nur $^1/_{20}$, von 40° $^1/_{100}$. In der Richtung nach oben, unten und lateralwärts nimmt die Sehschärfe sogar noch schneller mit der Zunahme des Abstandes der betreffenden Netzhautstelle von der Fovea ab.

Die Sehschärfe ist umso geringer, je weniger hell die betrachteten Objekte sind. Für das Sehen in der Dämmerung ist die Sehschärfe der Fovea centralis geringer, als die der seitlichen Netzhautteile. Anderseits werden aber auch sehr helle Objekte weniger scharf gesehen wegen der starken Irradiation, die sie hervorrufen.

Gesichtsfeld nennen wir die Gesamtheit der vom Auge aus auf eine Fläche projizierten Objektpunkte, die das unbewegte Auge sehen kann. Seine Ausdehnung wird angegeben durch die Winkel, welche die von den Gesichtsfeldgrenzen zum Knotenpunkt gezogenen Linien mit der Gesichtslinie bilden. Das Gesichtsfeld hat eine Ausdehnung nach außen von 100°, innen und oben von 60°, unten von 70°. Zur Bestimmung des Gesichtsfeldes dient das Perimeter.

Augenmaß heißt die Fähigkeit des Auges, Größenunterschiede der beobachteten Objekte zu erkennen. Zwei parallele Linien können wir z. B. im günstigsten Falle schon als verschieden lang erkennen, wenn ihre Längen sich verhalten wie 100 : 101.

Bewegte Objekte müssen, um unmittelbar als bewegt zu erscheinen, eine Gesichtswinkelgeschwindigkeit haben, die mindestens 1′ und höchstens 400° in 1 Sek. beträgt. Die Seitenteile der Netzhaut sind für die Wahrnehmung von Bewegungen absolut weniger empfindlich, im Vergleich zu ihrer Sehschärfe aber empfindlicher, als die zentralen.

2. Uniokulares Sehen mit bewegtem Auge.

a) Allgemeines.

Das Sehen mit unbewegtem Auge ist beschränkt, weil dabei nur ein kleiner Objektbezirk scharf gesehen wird, und weil die

Richtungen, in denen überhaupt gesehen wird, durch die Gesichtsfeldgrenzen beschränkt sind. Um bei unbewegtem Kopfe viele Objekte scharf zu sehen, und um das Gebiet der Richtungen, in denen überhaupt gesehen wird, zu vergrößern, wird das Auge bewegt. Außerdem ermöglichen die Augenbewegungen es auch, daß der Blick auf ein fixiertes Objekt gerichtet bleibt, wenn der Kopf oder der ganze Körper gedreht wird; die Drehung des Auges ist in dem Falle der Drehung des Kopfes resp. Körpers entgegengesetzt gerichtet.

Die äußeren Augenmuskeln vermögen den Augapfel um einen Punkt zu drehen, der 13,5 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Gesichtslinie liegt. Das Auge und sein Lager bilden ein Kugelgelenk.

Streng genommen liegt der Drehpunkt nicht in der Gesichtslinie, sondern in der Augenachse. Der Abstand des Drehpunktes von der Gesichtslinie ist aber so gering, daß er im Interesse der Vereinfachung der Betrachtung vernachlässigt werden kann.

Primärstellung nennt man die Lage des Auges, in der bei gerader Kopfstellung die Gesichtslinie horizontal und parallel der Medianebene gerichtet ist.

Bei den Augenbewegungen wird die Gesichtslinie aus der Primärlage verlagert. **Uniokulares Blickfeld** heißt die Gesamtheit der auf eine Fläche projizierten Richtungen, in welche die Gesichtslinie durch Bewegung des Auges bei unbewegtem Kopfe gebracht werden kann. Das Blickfeld hat eine Ausdehnung nach außen, innen und unten von etwa 45°, nach oben von 35° Drehungswinkel der Gesichtslinie.

Bei einer gegebenen Lage der Gesichtslinie liegt zwar die theoretische Möglichkeit vor, daß das Auge noch beliebig viele Stellungen annehmen kann, indem es sich um die Gesichtslinie als Achse drehen würde. Bei den wirklich ausgeführten Bewegungen des Auges kommen aber infolge der eigenartigen koordinierten Innervation der Augenmuskeln beliebige Drehungen um die Gesichtslinie als Achse nicht vor, für jede Lage der Gesichtslinie ist vielmehr auch die ganze übrige Stellung des Auges eine bestimmte. Die Stellung des Auges für irgend eine Lage der Gesichtslinie ist so, als ob das Auge aus der Primärlage in die betreffende Lage gekommen wäre durch Drehung um die Achse, die zur primären und der betreffenden Lage der Gesichtslinie senkrecht steht (Listings Gesetz).

b) Wirkung der einzelnen Muskeln (siehe Fig. 28).

Die Lageveränderungen des Auges werden im folgenden angegeben durch:
1. Angabe der Verlagerung des Hornhautscheitels (Hebung, Senkung, Einwärtsbewegung oder Adduktion, Auswärtsbewegung oder Abduktion).

2. Angabe der Abweichung des in Primärlage senkrechten Hornhautmeridians von der Senkrechten (Meridianneigung einwärts, wenn der obere Teil des Meridians zur Medianebene hingeneigt wird; Meridianneigung auswärts, wenn dieser Teil von der Medianebene weg geneigt ist).

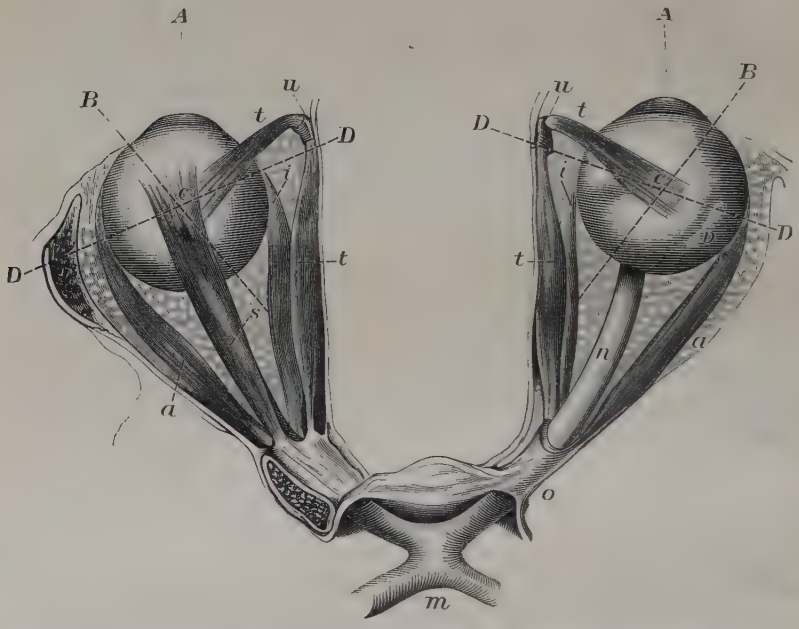


Fig. 28. Augenmuskeln und ihre Drehungsachsen am Augapfel, von oben gesehen, nach Helmholtz.
a: Rectus externus. s: Rectus superior. i: Rectus int. t: Obliq. sup. u: Trochlea. A: Augenachse. DD: Drehachse des Rectus sup. u. inf. B: Drehachse des Obl. sup. u. inf. v: Insertion des Obl. inf.

Von der Primärlage aus bewirkt:

der Rectus ext.: Abduktion;
„ „ int.: Adduktion;
„ „ sup.: Hebung, Adduktion u. Meridianneigung einwärts;
„ „ inf.: Senkung, „ „ „ auswärts;
der Obliquus inf.: Hebung, Abduktion „ „ „
„ „ sup.: Senkung, „ „ „ einwärts.

c) Kombinierte Wirkung der Muskeln eines Auges.

Der Rectus superior und Obliquus inferior werden immer gleichzeitig (von einem nervösen Zentrum aus) innerviert, ebenso der Rectus inferior und Obliquus superior.

Die Sekundärstellungen: Abduktion, Adduktion, Hebung, Senkung, jede allein für sich, sind nicht von Meridianneigungen

begleitet. Bei der Hebung und Senkung wird nämlich die adduzierende und meridianneigende Wirkung des einen der beteiligten Muskeln durch die entgegengesetzte Wirkung des anderen aufgehoben.

Alle anderen Bewegungen (Tertiärstellungen) sind mit Meridianneigung verknüpft, und zwar erfolgt die Neigung nach:
1. auswärts (O. inf.) bei Hebung (R. sup.) und Abduktion (R. ext.),
2. einwärts (R. sup.) bei Hebung (O. inf.) und Adduktion (R. int.),
3. einwärts (O. sup.) bei Senkung (R. inf.) und Abduktion (R. ext.),
4. auswärts (R. inf.) bei Senkung (O. sup.) und Adduktion (R. int.).

II. Binokulares Sehen.

Der Unterschied zwischen dem uniokularen und dem binokularen Sehen besteht darin, daß wir bei ersterem nur eine Richtung, in der ein beobachtetes Objekt liegt, nicht aber die Entfernung des Objektes wahrnehmen, während wir beim binokularen Sehen einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Entfernung oder der **Tiefendimension** der beobachteten Objekte gewinnen, weil das Objekt von den beiden Augen aus in zwei verschiedenen Richtungen steht.

Begünstigt wird diese Wahrnehmung der Tiefendimension beim Anblick körperlicher Gegenstände durch die binokulare Parallaxe, d. h. dadurch, daß wegen der verschiedenen Stellungen der Augen zu dem beobachteten Gegenstande perspektivische Verschiedenheiten der beiden Netzhautbilder zu stande kommen müssen.

Uniokulare Tiefenwahrnehmung kommt in geringem Grade zwar auch vor; sie ist aber sehr unvollkommen. Sie gründet sich
1. auf die Tatsache, daß gleich große Objekte verschieden groß aussehen, wenn sie in verschiedener Entfernung stehen;
2. auf die Empfindung des Grades der Accommodationsanstrengung, die zur Fixierung der Objekte nötig ist.

Bewegungen der Objekte sind für die uniokulare Tiefenwahrnehmung günstig.

1. Koordinierte Bewegung beider Augen.

Das binokulare Sehen wird dadurch ermöglicht, daß ein und dasselbe Objekt von beiden Augen gleichzeitig beobachtet wird.

Die auf beiden Seiten gelegenen Innervationszentren für die Muskeln der Augen sind so miteinander physiologisch verknüpft, daß die Erregung der Zentren der einen Seite nicht unabhängig von der der anderen Seite geschieht, und daß daher beide Augen immer zusammen bewegt werden. Die Bewegungen der beiden Augen erfolgen so, daß innerhalb gewisser Grenzen ein von dem einen

Auge fixiertes Objekt auch gleichzeitig von dem anderen Auge fixiert wird.

Beim Sehen in die Ferne werden die Augen zusammen so bewegt, daß die beiden Gesichtslinien nahezu parallel bleiben; beim Sehen in die Nähe werden die Gesichtslinien in dem fixierten Punkt konvergent gemacht. Mit der Konvergenz ist Accommodation und Pupillenverengerung verknüpft.

Ueber reflektorische koordinierte Augenbewegungen siehe S. 194 und 248.

Binokularer Blickpunkt heißt der von beiden Augen zusammen fixierte Punkt, in dem sich also die beiden Gesichtslinien schneiden. **Binokulares Blickfeld** heißt das Gebiet, das die auf eine Fläche projizierten Richtungen sämtlicher Objektpunkte umfaßt, die von beiden Augen zusammen bei festgehaltenem Kopfe fixiert werden können.

Die uniokularen Blickfelder der beiden Augen fallen zwar größtenteils, aber nicht ganz zusammen. Das binokulare Blickfeld ist dagegen viel kleiner, als der beiden Augen gemeinschaftliche Teil der uniokularen Blickfelder, weil die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt gerichtet werden können, auf den jede Gesichtslinie einzeln für sich gerichtet werden kann.

Setzt man vor ein Auge ein Glasprisma, welches die Lichtstrahlen vor ihrem Eintritt ins Auge von ihrer ursprünglichen Richtung ablenkt, so kann durch die normalen Augeneinstellungen nicht mehr binokulare Fixation der Objekte erfolgen. Infolgedessen kommen dann zum Zwecke der binokularen Fixation Abweichungen von der normalen Koordination vor, die man Fusionsbewegungen nennt.

2. Binokulares Einfachsehen.

Ein binokular fixierter Objektpunkt wird nicht doppelt, sondern einfach gesehen, obwohl von ihm zwei Bildpunkte, in jeder Fovea einer, entstehen. Gleichzeitige Erregung beider Foveae ruft also nur eine einfache Lichtempfindung hervor. Außer den Foveae gibt es noch viele andere Paare von je zwei Punkten, von denen der eine in der einen, der andere in der anderen Netzhaut liegt, und deren gleichzeitige Reizung nur eine einfache Lichtempfindung hervorruft. Ein derartiges Punktpaar wird ein Paar **korrespondierender** oder **identischer Netzhautpunkte** oder ein Paar Deckpunkte genannt.

Ein Paar identischer Netzhautpunkte sind also die beiden Foveae centrales, ferner je zwei Punkte der beiden Netzhäute, die von den beiden Foveae gleichweit in gleicher Richtung entfernt sind.

Ein Objektpunkt, dessen Bildpunkte nicht auf identische Netzhautpunkte fallen, wird doppelt gesehen.

Fallen auf identische Netzhautstellen Bilder zweier verschiedener Gegenstände, so werden die beiden Objekte nicht gleichzeitig gesehen, sondern bald das eine, bald das andere, je nachdem die Aufmerksamkeit bald auf das eine, bald auf das andere gerichtet wird. Man nennt das Wettstreit der Sehfelder.

Der Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raume, die bei einer gegebenen Augenstellung einfach gesehen werden, heißt **Horopter** dieser Augenstellung.

Um den Horopter zu finden, zieht man bei der gegebenen Augenstellung von je einem Paar identischer Punkte durch die Knotenpunkte Richtungslinien; wo zwei von einem Paar identischer Punkte kommende Richtungslinien sich schneiden, liegt ein Punkt, der einfach gesehen wird. Die Gesamtheit der so erhaltenen Punkte bildet den Horopter der betreffenden Augenstellung.

3. Wahrnehmung der Tiefendimension, Stereoskopie.

Das binokulare Sehen orientiert uns über den Ort eines fixierten Objektes im Raume. Als Ort des Objekts nehmen wir den Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien wahr. Diese Wahrnehmung gründet sich darauf, daß wir den Grad der Anstrengung der Augenmuskeln empfinden, die nötig ist, um die Gesichtslinien auf das Objekt zu richten. Auf Grund dieser Empfindung vermögen wir die Lage des Durchschnittspunktes der Gesichtslinien, mithin die Entfernung des Objektpunktes zu schätzen.

Betrachtet man einen körperlichen Gegenstand binokular, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei perspektivisch verschiedene Bilder desselben, weil die beiden Augen den Gegenstand von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachten. Infolge dieser binokularen Parallaxe fallen also jetzt nicht auf alle identische Netzhautstellen kongruente Bilder. Folglich kann nur ein Teil der Punkte des beobachteten Körpers einfach erscheinen, die übrigen werden doppelt gesehen. In unserer Vorstellung wird dadurch aber nicht der Eindruck des Doppelten, sondern der Eindruck des Körperlichen erweckt.

Bietet man jedem Auge eine von seinem Standpunkte aus aufgenommene Abbildung ein und desselben Körpers dar, so sehen die Augen zusammen den abgebildeten Gegenstand körperlich. Vorrichtungen, durch die das geschieht, heißen **Stereoskope.**

Bringt man im Stereoskop vor das eine Auge eine helle, vor das andere eine gleichgeformte dunkle Fläche, so erhält man den Eindruck einer einfachen Fläche, die aber glänzend erscheint: Stereoskopischer Glanz.

Wird von zwei gleichgestalteten, aber verschiedenfarbigen Objekten das eine mit dem einen Auge, das andere mit dem anderen angesehen, so sieht man ein Objekt in der Mischfarbe: binokulare Farbenmischung.

Fehler in der Beurteilung der Richtung und Entfernung der Objekte heißen optische Täuschungen.

Anhang.

1. Schutzeinrichtungen des Auges.

a) **Die Augenlider.**

Der Augapfel wird vor schädlichen äußeren Einflüssen geschützt durch

das Schließen der Augenlider, das durch den vom Facialis innervierten Orbicularis palpebrarum geschieht. Der Lidschluß erfolgt willkürlich oder reflektorisch. Der reflektorische Lidschluß tritt doppelseitig ein, und zwar nach plötzlicher übermäßiger Belichtung der Netzhaut (optischer Blinzelreflex) oder durch Reizung der Cornea und Conjunctiva (taktiler Blinzelreflex). (Siehe auch S. 192.)

b) Die Tränen.

Die freie Oberfläche des Auges wird durch die Tränen feucht und rein gehalten.

Die Tränen sind eine wasserhelle, schwach alkalinische, salzig schmeckende Flüssigkeit. Sie enthalten etwa 1 % Trockenrückstand, hauptsächlich Salze (Kochsalz). Auch Eiweiß kommt in geringen Mengen in ihnen vor. Sie werden sezerniert in den Tränendrüsen.

Die Tränendrüsen sind wie die Eiweißdrüsen der Mundhöhle gebaut. Die Tränen werden fortwährend abgesondert. Ihre Sekretion steht unter dem Einfluß des Nervensystems; sie wird verstärkt durch psychische Einflüsse (Weinen), ferner reflektorisch, z. B. durch Fremdkörper in der Conjunctiva oder durch starke Belichtung des Auges.

Sekretionsnerven der Tränendrüsen verlaufen im Nervus lacrymalis, im Nervus subcutaneus malae und im Halssympathicus. Das Zentrum für die Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Die Tränen strömen aus den Ausführungsgängen der Tränendrüse am äußeren Augenwinkel in den Conjunctivalsack und werden durch Lidschlag und Augenbewegungen in diesem verteilt. Auf diese Weise halten sie die Cornea und Conjunctiva feucht; sie entfernen auch auf diese Weise fremde Substanzen aus dem Conjunctivalsack. Im inneren Augenwinkel werden sie durch die Tränenpunkte der Carunculae lacrymales aufgesogen und durch den Canalis naso-lacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet.

Die Meibomschen Drüsen der Augenlider sind Talgdrüsen, deren Sekret den Lidrand einfettet. Dadurch wird ein Ueberfließen der Tränen über die Lider verhindert.

2. Blut- und Lymphzirkulation im Auge.

Das Blut tritt in das Auge:

1. durch die Arteria centralis retinae, die die Netzhaut mit Blut versorgt;
2. durch die Arteriae ciliares, die zur Aderhaut gehen.

Zwischen den Zweigen der Netzhaut- und der Ciliararterien bestehen Anastomosen, besonders in der Nähe des Opticuseintritts.

Das Blut verläßt das Auge:

1. durch die Vena centralis retinae (aus der Netzhaut);
2. durch die Venae vorticosae (aus der Aderhaut).

Das Kammerwasser ist als Lymphe anzusehen. Es ist noch unentschieden, ob es von den Ciliarfortsätzen und der Rückseite oder von der Vorderseite der Iris abgeschieden wird. Der Abfluß des Kammerwassers soll aus der vorderen Kammer im Winkel zwischen Hornhaut und Iris erfolgen; die Lymphe soll hier in ein venöses Gefäß resorbiert werden, den Canalis Schlemmii (siehe Fig. 23, s). Besondere Lymphbahnen für den Abfluß der Lymphe aus dem Augapfel sollen nicht existieren.

Der Glaskörper ist ein gallertiges Gewebe, bestehend aus einer alkalinischen Flüssigkeit, die in ein Fachwerk feinster Häutchen eingeschlossen ist. Das Fachwerk besteht aus Kollagen; die Flüssigkeit enthält 1,3 % Trockensubstanz, darunter Spuren von Albumin und Globulin, dann ein Mucoid und schließlich 0,9 % Salze. Die Linse besteht aus Fasern, die

als Zellen anzusehen sind; sie enthalten etwa 36 % Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweißstoffe (35 %).

Der Inhalt des Augapfels steht während des Lebens unter einem gewissen Druck, dem intraokularen Druck, der 20—30 mm Hg beträgt, und der vom arteriellen Blutdruck abhängt.

Kapitel XXIII. **Gehörssinn.**

Adäquate Reize des Gehörorgans sind Schwingungen fester, flüssiger oder luftförmiger Körper, Schall genannt, weil sie, aufs Gehörorgan wirkend, Schallempfindung hervorrufen.

Der Schall wird in der Regel von den Schallerregern durch die Luft dem Ohre zugeleitet. Indessen kann die Schallleitung zum Ohre auch durch die Kopfknochen erfolgen, zumal wenn man einen Schallerreger, z. B. eine Stimmgabel, mit den Kopfknochen in Berührung bringt.

1. **Die Schallleitung im Ohre zu den schallempfindlichen Apparaten** (vergl. Fig. 29).

a) **Die Schallleitung im äußeren Ohr.**

Der äußere Gehörgang (D Fig. 29) dient als Schalltrichter, der die Luftschwingungen durch Reflexion an seinen Wänden sammelt

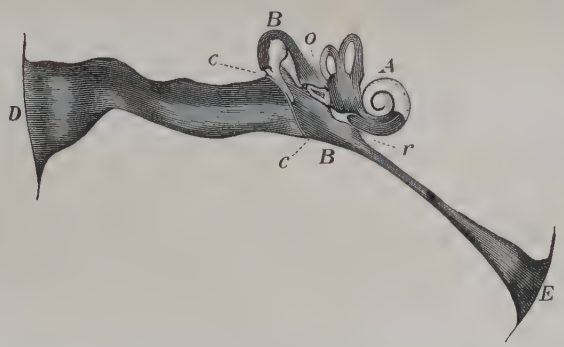


Fig. 29. Schema des Gehörorgans nach Helmholtz.
D: Aeußerer Gehörgang. CC: Trommelfell. BB: Paukenhöhle mit den Gehörknöchelchen. o: Fenestra ovalis. r: Fenestra rotunda. A: Schnecke. E: Tuba Eustachii.

und dem Trommelfell CC zuleitet, das ihn nach innen abschließt. Die Ohrmuschel ist das Rudiment einer Verlängerung dieses Schalltrichters. Die Ohrmuschelknorpel sollen sich aber auch an der Aufnahme der Schwingungen beteiligen. Durch die zugeleiteten Luftschwingungen wird das Trommelfell in Mitschwingung versetzt.

b) **Die Schallleitung im Mittelohr.**

Das Mittelohr oder die Paukenhöhle (BB Fig. 29) ist ein lufthaltiger Hohlraum im Felsenbein, dessen äußere Wand vom Trommelfell gebildet wird, und in dessen innerer knöcherner Wand sich zwei durch Membranen verschlossene Löcher, das runde und das ovale Fenster, befinden.

Das Trommelfell ist mit der Membran des ovalen Fensters verbunden durch die Gehörknöchelchen, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Membran des ovalen Fensters übertragen. Die Gehörknöchelchen sind: Hammer, Amboß, Steigbügel (siehe Fig. 30).

Der Hammerstiel St ist mit dem Trommelfell verwachsen, er liegt in dessen oberem senkrechten Radius. Vom Hammerhals gehen nach vorn, oben und außen Bänder zur Wand der Paukenhöhle. Der Hammerkopf k ist mit dem Körper des Amboß verbunden durch ein Sattelgelenk, in dem die Knochen allerdings nur wenig gegeneinander beweglich sind; insbesondere wird durch einen Sperrzahn am unteren Rand der Gelenkfläche des Amboß die Bewegung der Knochen gegeneinander gehemmt, wenn der Hammerstiel nach einwärts bewegt wird.

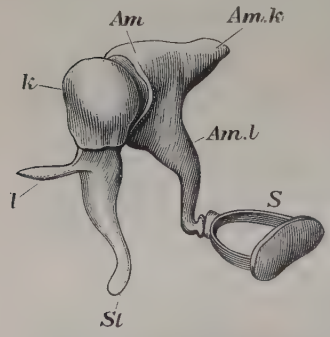


Fig. 30. Gehörknöchelchen. St: Hammerstiel. k: Hammerkopf. l: Langer Fortsatz des Hammers. Am: Amboß. Am.k: kurzer, Am.l: langer Amboßfortsatz. S: Steigbügel.

Der Amboß Am hat zwei Fortsätze, einen nach hinten Am.k, der durch ein Band beweglich mit der hinteren Paukenhöhlenwand verbunden ist, und einen nach unten Am.l, dessen Spitze gelenkig mit dem Steigbügel S verknüpft ist. Die Fußplatte des Steigbügels ist verwachsen mit der Membran des ovalen Fensters (o Fig. 29).

Hammer und Amboß zusammen bilden einen Winkelhebel, dessen Achse durch das vordere Hammerband und den kurzen Amboßfortsatz geht, und dessen Hebelarme der am Trommelfell befestigte Hammerstiel und der lange Amboßfortsatz sind: letzterer ist durch den Steigbügel mit der Membran des ovalen Fensters verbunden. Schwingt das Trommelfell transversal hin und her, so werden seine Schwingungen durch den Winkelhebel auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Die Uebertragung der Schallschwingungen durch das Trommelfell und durch die Gehörknöchelchen auf die Membran des ovalen Fensters hat folgende Vorteile für die Schallleitung im Ohr:

1. Der Schallleitungsapparat des Ohres kann durch Schallschwingungen von sehr verschiedener Schwingungszahl in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

Eine freie, flach ausgespannte Membran gibt, wenn sie angeschlagen wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe von der Größe und Spannung der Membran abhängig ist; sie gerät in besonders starke Mitschwingung, wenn in ihrer Nähe ein Ton von derselben Höhe wie ihr Eigenton erzeugt wird. Das Trommelfell hat keinen bestimmten Eigenton wegen seiner komplizierten Gestalt (trichterförmige Einziehung durch den eingelagerten starren Hammerstiel). Es kann durch viele verschiedene Töne in gleichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

2. Die feste Verbindung durch die Gehörknöchelchen bedingt, daß die Membran des ovalen Fensters sich immer gleichsinnig mit der Trommelfellmembran bewegen muß; die Membran des runden Fensters ist hierzu nicht gezwungen. Dadurch wird es möglich, daß die Flüssigkeit im inneren Ohre sich zusammen mit der Membran des ovalen Fensters bewegt, indem die nachgiebige Membran des runden Fensters die Bewegung zuläßt.

Würden Trommelfell und Gehörknöchelchen fehlen, so würden die Luftstöße auf die Membranen beider Fenster immer in gleichem Sinne bewegend wirken, es könnte dadurch die Flüssigkeit im inneren Ohre nicht in erheblichem Maße in Mitschwingung versetzt werden.

3. Von den beiden Armen des aus Hammer und Amboß gebildeten Winkelhebels ist der Hammerstiel länger, als der Amboßfortsatz; daher wird bei der Uebertragung der Schwingungen vom Trommelfell auf den Steigbügel die Kraft der Bewegung vergrößert, die Exkursionen werden aber kleiner. Dies ist vorteilhaft, weil die Exkursion der Bewegung der Membran des ovalen Fensters nicht erheblich zu sein braucht, die Kraft der Bewegung aber wegen der großen zu überwindenden Widerstände groß sein muß.

4. Der Schallleitungsapparat des Ohres besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung, d. h. er vollführt keine merklichen Nachschwingungen, wenn der Ton, der ihn in Mitschwingung versetzt hat, aufgehört hat, zu wirken.

Dies ist bedingt durch die geringe Masse der zu bewegenden Gebilde und durch die im Vergleich zur Masse großen Widerstände.

An den Gehörknöchelchen inserieren folgende Muskeln:

1. Tensor tympani, der in einem parallel der Tuba Eustachii verlaufenden Knochenkanal liegt und mit seiner über einen Knochenvorsprung gebogenen Sehne am Hammerstiel ansetzt. Seine Kontraktion zieht den Hammerstiel nach innen und spannt das Trommelfell stärker. Er wird vom Trigeminus innerviert.

2. Stapedius, dessen Sehne von hinten her am Kopf des Steigbügels angreift. Er wird vom Facialis innerviert.

Die Funktionen der Muskeln sind noch nicht aufgeklärt. Sie haben vielleicht die Aufgabe, bei sehr starkem Schall den Schallleitungsapparat so zu fixieren, daß die Schwingungen geschwächt und die Gehörnerven

nicht zu stark gereizt werden. Der Tensor tympani könnte aber auch durch stärkere Spannung des Trommelfells eine Anpassung an sehr hohe Töne bewirken. Dem Stapedius ist ferner die Funktion zugeschrieben worden, durch seine Kontraktion Entspannung des Trommelfells, mithin größere Schwingungen und so Anpassung an schwache Töne zu bewirken.

Von dem Grunde der Paukenhöhle geht in der Richtung nach vorn unten ein enger Kanal, die Tuba Eustachii (E Fig. 29), ab, die das Mittelohr mit dem Rachenraum verbindet. Die Paukenhöhle und Tuba Eustachii sind mit Schleimhaut ausgekleidet. Die Tuba Eustachii ist gegen den Rachenraum gewöhnlich geschlossen. Sie wird bei jedem Schlucken für kurze Zeit geöffnet durch Kontraktion des Musculus tensor und M. levator veli palatini. Durch Oeffnen der Tuba findet ein Ausgleich des äußeren Luftdrucks mit dem Luftdruck in der Paukenhöhle statt, der für die normale Schallleitung im Mittelohr unerläßlich ist.

Wenn infolge katarrhalischer Schwellung der Tubenschleimhaut die Oeffnung der Tube nicht mehr erfolgt, treten Hörstörungen ein.

Die Tubenschleimhaut trägt Flimmerepithel, das den Schleim in der Richtung zur Rachenhöhle hin bewegt.

c) Die Schallleitung im inneren Ohr.

Das innere Ohr oder Labyrinth ist ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum im Felsenbein, in dessen äußerer Wand das ovale und das runde Fenster sind.

Fig. 31. Durchschnitt der Schnecke.

Der vordere Teil des inneren Ohres ist die Schnecke (A Fig. 29), ein in $2^1/_2$ Windungen spiralig gewundener Kanal, der durch eine Scheidewand in zwei Gänge geteilt ist. Der eine Gang, die Scala vestibuli, öffnet sich an der Schneckenbasis nach dem mittelsten Teile des Labyrinths, dem Vestibulum zu, das von dem Mittelohr durch die Membran des ovalen Fensters getrennt ist. Der andere Schneckengang, die Scala tympani, endet an der Basis in dem runden Fenster (siehe auch Fig. 29 und 31). An der Schneckenkuppe kommunizieren die Gänge, weil hier die Scheidewand durchbrochen ist (Helikotrema).

Die Scheidewand des Schneckenkanals ist zum Teil membranös.

Durch die Schwingungen der Membran des ovalen Fensters wird auch das Labyrinthwasser in Mitschwingung versetzt und zwar

vorzugsweise in der Schnecke, weil durch die Schnecke der Weg vom ovalen Fenster zu der anderen nachgiebigen Stelle der Labyrinthwand, nämlich der Membran des runden Fensters führt. Nur dadurch, daß hier eine nachgiebige Stelle ist, wird eine Bewegung des Labyrinthwassers ermöglicht. Die Schwingungen des Labyrinthwassers werden auf die membranöse Scheidewand des Schneckenkanals übertragen, indem bei Einwärtsbewegung des Steigbügels durch die in die Scala vestibuli gedrängte Labyrinthflüssigkeit die membranöse Scheidewand gegen die Scala tympani vorgebaucht wird, während sie bei Auswärtsbewegung des Steigbügels wieder zurückschwingt. Die membranöse Scheidewand trägt die schallempfindlichen Apparate, die durch die Schwingungen erregt werden.

2. **Die Erregung der Schallempfindung.**

a) **Der schallempfindliche Apparat.**

Die Scheidewand des Schneckenkanals besteht aus:

1. der Lamina spiralis ossea (lso, Fig. 32), die von der Achse (Modiolus) der Schnecke aus in den Schneckenkanal hineinragt;

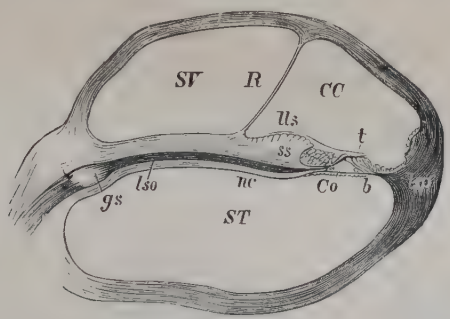


Fig. 32. Durchschnitt einer Schneckenwindung (nach Rauber).
SV: Scala vestibuli. ST: Scala tympani. CC: Scala media oder Canalis cochleae. lso: Lamina spiralis ossea. Von lls bis lsp: Lamina spiralis membranacea. b: Membrana basilaris. Co: Cortisches Organ. nc: Nervenbündel. R: Membrana Reißneri.

2. der Lamina spiralis membranacea, die die Fortsetzung der Lamina ossea bis zur äußeren Schneckenwand bildet. Sie besteht aus der von parallelen Querfasern zusammengesetzten Basilarmembran (b) und dem auf dieser Basilarmembran aufgebauten schallempfindlichen Apparate, dem Cortischen Organ (Co). Letzteres besteht aus:

a) Den Cortischen Bögen (CC Fig. 33), d. s. je zwei S-förmig gekrümmte, auf der Basilarmembran stehende Pfeiler, ein innerer und ein äußerer, die mit ihren oberen Enden einander zugeneigt und verbunden sind.

b) Den Cortischen Zellen oder Haarzellen (h), zylindrischen Zellen, von denen eine innen und 3—4 außen von jedem Bogen stehen. Sie tragen an ihrer freien Oberfläche Härchen, welche durch die Löcher der über den Zellen befindlichen Stützmembran, der Membrana reticularis (M. f.), emporragen.

Das Cortische Organ wird bedeckt durch die Membrana tectoria (M. t.).

Die Membrana Reißneri (R Fig. 32), die von der Lamina spiralis ossea schräg nach oben geht und sich an die obere Schneckenwand anheftet, schließt den Raum, in dem sich das Cortische Organ befindet, den sogenannten Canalis cochleae (CC Fig. 32) gegen die Scala vestibuli ab. Der Canalis cochleae endigt an der Schneckenkuppe blindsackartig, an der Basis geht er über in den Binnenraum des häutigen Labyrinths.

Das übrige häutige Labyrinth (siehe Fig. 34) ist eine häutige Auskleidung des Vestibulums und des hinteren Teils des Labyrinths, der Bogengänge (siehe Kap. XXVI). Im Vorhof ist das häutige Labyrinth durch eine Einschnürung geteilt in zwei miteinander kommunizierende Säcke, den vorderen Sacculus und den hinteren Utriculus.

Das häutige Labyrinth ist erfüllt mit der Endolymphe, der Zwischenraum zwischen dem häutigen und knöchernen Labyrinth,

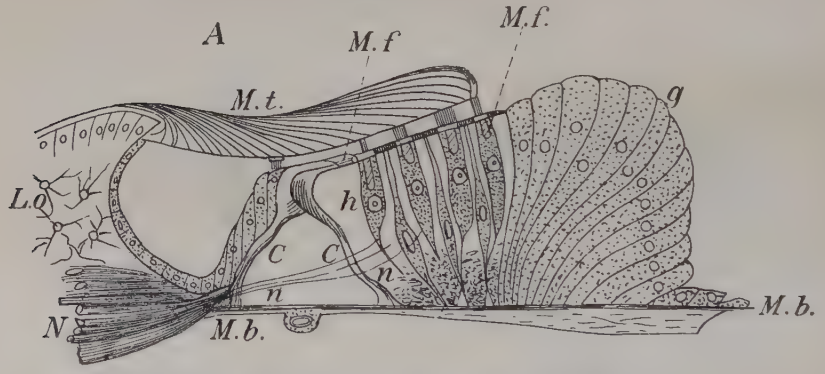


Fig. 33: Querschnitt der Lamina spiralis membranacea.
L.o: Lamina spiralis ossea. N: Nervus cochlearis. nn: Nervenfäden. CC: Cortische Bögen. M.t: Membrana tectoria. M.b: Membrana basilaris. h: Haarzellen. g: Stützzellen. M.f: Membrana reticularis.

sowie die Scala vestibuli und tympani sind erfüllt mit der Perilymphe.

Der Nervus acusticus teilt sich in zwei Hauptzweige:

1. Nervus cochlearis, der eigentliche Gehörnerv, tritt in die Achse der Schnecke ein, breitet seine Fasern fächerförmig in die Lamina spiralis ossea aus; seine Fasern verbinden sich schließlich mit den Haarzellen des Cortischen Organs (siehe Fig. 33 N, nn).

2. Nervus vestibularis (siehe Kap. XXVI).

b) **Die Schallempfindung.**

Die Basilarmembran wird durch die Schwingungen der Perilymphe in Mitschwingung versetzt. Dabei werden wahrscheinlich mechanisch die Cortischen Zellen gereizt und dadurch wird die Schallempfindung hervorgebracht.

Die mechanische Reizung der Cortischen Zellen kommt vielleicht dadurch zu stande, daß die Härchen der Zellen beim Schwingen der Basilarmembran gegen die Membrana tectoria rhythmisch anschlagen und so gereizt werden.

Die Intensität der Schallempfindung ist abhängig von der Amplitude der Schwingungen.

Die Energie der Reizschwelle beträgt etwa 1 Billionstel eines Milligramm-Millimeters für einen Ton von 800 Schwingungen in 1 Sek. Für Töne von kleinerer oder größerer Schwingungszahl ist die Reizschwelle größer.

Die Qualitäten der Schallempfindung:

Die Schallempfindungen sind einzuteilen in Töne oder Klänge und Geräusche.

Die **Töne** oder Klänge kommen durch regelmäßige Schwin-

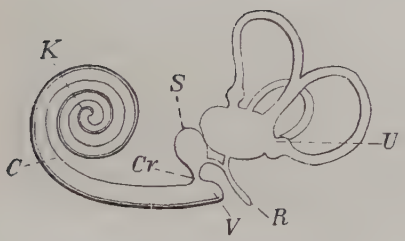


Fig. 34. Das häutige Labyrinth schematisch. U: Utriculus mit Bogengängen. S: Sacculus. C: Schnecke. K: Kuppelblindsack. V: Vorhofblindsack. Cr: Canalis reuniens. R: Ductus endolymphaticus.

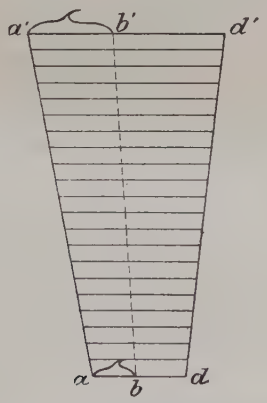


Fig. 35. Schema der abgewickelten Basilarmembran. a'd': Breite der Membran an der Kuppe, ad: an der Basis der Schnecke, a'b' und ab: Spannweite der Cortischen Bögen.

gungen zu stande; wir unterscheiden sie hinsichtlich ihrer Höhe und Klangfarbe.

Die **Tonhöhe** hängt ab von der Häufigkeit der Schwingungen. Ein Ton ist umso höher, je größer seine Schwingungszahl in der Sekunde ist. Es werden gehört Töne, deren Schwingungszahl zwi-

schen 11 und 20000 in einer Sekunde liegt, d. s. 11 Oktaven. Die in der Musik verwendeten Töne haben Schwingungszahlen zwischen 33 (Kontra-C) und 4000 (viergestrichenes h), d. s. 7 Oktaven.

Um die Höhe eines Tones zu erkennen, genügt bei niedriger und mittlerer Tonhöhe schon die Einwirkung von 2 Schwingungen auf das Ohr. Für höhere Töne ist die Zahl der erforderlichen Schwingungen größer.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede der Töne ist bei verschiedenen Individuen verschieden groß. Sie hängt von Anlage und Uebung ab. Geübte Musiker erkennen bei mittlerer Tonhöhe noch einen Unterschied von 0,3—0,5 Schwingungen in 1 Sek.; bei tiefen und hohen Tönen ist die Unterschiedsempfindlichkeit geringer.

Die **Klangfarbe** der Töne.

Die einfachen Töne entstehen meist nicht allein für sich, sondern sind begleitet von anderen mit ihnen entstehenden Nebentönen, die in der Regel höher sind, als der Grundton, und dann Obertöne heißen. Jeder einzelne Ton des Tongemisches erregt für sich eine Tonempfindung. Dadurch entsteht eine Mischempfindung, die wir als Klang bezeichnen. Die Klangfarbe ist bei ein und demselben Grundton verschieden, je nach Zahl und Stärke der begleitenden Obertöne.

Ertönen gleichzeitig zwei Töne, deren Schwingungszahlen in einem einfachen Verhältnis (1 : 2; 2 : 3; 3 : 4; 4 : 5) zueinander stehen, so ist der entstehende Klang angenehm: **Konsonanz;** ertönen gleichzeitig Töne, deren Schwingungszahlen in einem weniger einfachen Verhältnis stehen, so ist der Klang unangenehm: **Dissonanz.**

Aus der Mischempfindung, die durch zwei oder mehrere gleichzeitig gehörte Töne entsteht, lassen sich sehr oft die einzelnen Komponenten getrennt voneinander heraushören. Man kann z. B. einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen.

Läßt man zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig ertönen, so daß in regelmäßigen Perioden von den beiden entstehenden Wellen bald Berg mit Berg, bald Berg mit Tal zusammenfallen, so hört man **Schwebungen** oder **Stöße,** d. s. periodisch an- und abschwellende Gehörsempfindungen.

Ist die Differenz der Höhe der beiden Töne eine größere, so hört man noch einen dritten Ton, dessen Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungszahlen jener beiden Töne ist: **Differenzton.** Auch wird manchmal ein Ton gehört, dessen Schwingungszahl gleich der Summe der Schwingungszahlen jener Töne ist: **Summationston.** Differenz- und Summationston zusammen nennt man Kombinationstöne.

Die Wahrnehmung verschieden hoher Töne wird durch die Resonanztheorie von Helmholtz so erklärt: Die Basilarmembran stellt einen

Bandstreifen dar, der von der Kuppe bis zur Basis der Schnecke an Breite abnimmt (siehe Fig. 35). Das Band soll entsprechend seinem Aufbau aus Querfasern in querer Richtung stärker gespannt sein, als in der Längsrichtung, und sich bezüglich der Resonanz wie die Saiten eines Klaviers verhalten. Singt man in ein Klavier bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton hinein, so wird durch Resonanz diejenige Saite, deren Schwingungszahl gleich der des gesungenen Tones ist, in Mitschwingung geraten, die übrigen bleiben fast ruhig. Ebenso schwingt beim Auftreffen eines Tones auf die Basilarmembran nur der Abschnitt der Membran in erheblichem Grade mit, dessen Schwingungszahl gleich der des Tones ist. Es werden nun nur die auf dem erheblich mitschwingenden Abschnitt befindlichen Cortischen Zellen erregt, vielleicht durch Anschlagen ihrer Härchen gegen die Membrana tectoria. Mithin werden auch nur einige Acusticusfasern gesondert von den anderen erregt. Die zugehörigen Gehirnzellen haben als spezifische Energie die Empfindung der bestimmten Tonhöhe.

Die Resonanztheorie vermag das Entstehen der Kombinationstöne nicht in einfacher Weise zu erklären, weil diese Töne rein subjektiv sind; sie lassen sich nicht objektiv nachweisen dadurch, daß sie Resonatoren in Mitschwingung versetzen. Die Anhänger der Resonanztheorie sehen das Trommelfell und seine Adnexa als Ursprungsort der Kombinationstöne an.

Nach einer neueren Theorie der Schallempfindung soll jeder Ton auf der ganzen Basilarmembran stehende Wellen erzeugen, deren Lage bei den verschiedenen Tönen verschieden ist, so daß also auch auf diese Weise von den verschiedenen Tönen verschiedene Cortische Organe erregt werden könnten.

Geräuschempfindungen kommen durch unregelmäßige Schwingungen zu stande.

Dabei soll bald diese, bald jene Stelle der Basilarmembran in Mitschwingung versetzt werden. Von manchen Autoren wird übrigens die Geräuschempfindung auf Erregung der Cristae und Maculae acusticae zurückgeführt (siehe S. 247).

Zwei wechselweise angegebene Töne werden noch getrennt voneinander wahrgenommen, ohne zu einem Akkorde zu verschmelzen, wenn die Dauer des einzelnen Tones dabei 0,03—0,04 Sek. beträgt; daraus folgt, daß die Abklingezeit der Tonempfindung kleiner als 0,03 Sek. sein muß.

Die Lokalisation der Schallempfindung ist sehr unvollkommen. Zur Beurteilung der Richtung, aus der der Schall kommt, kann das Hören mit beiden Ohren dienen. Der Schall wird lokalisiert auf die Seite, auf der das stärker erregte Ohr sich befindet.

Kapitel XXIV. **Geruchs- und Geschmackssinn.**

Die Sinnesorgane für den Geruch und Geschmack haben das Gemeinsame, daß sie sich an den Eingangspforten der Wege befinden, auf denen die Nahrung und die Einatmungsluft in den Körper gelangen, und daß ihre adäquaten Reize Substanzen sind, die mit

der Nahrung und der Einatmungsluft in den Mund und die Nase kommen, und die durch chemische Reizung jene Sinnesorgane erregen.

Infolge dieser Einrichtungen vermögen unsere Geruchs- und Geschmacksempfindungen uns vor der Aufnahme schädlicher Substanzen, die meist unangenehme Empfindungen hervorrufen, zu warnen, während sie uns zu der Aufnahme nützlicher Substanzen, die meist

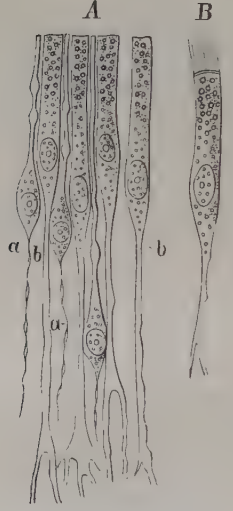


Fig. 36 (nach M. Schultze). A: Epithel der Riechschleimhaut. aa: Riechzellen. bb: Stützzellen. B: Flimmerepithelzelle vom Rande der Regio olfactoria.

Fig. 37 (nach v. Brunn). Riechzelle des Menschen. 1: Zellkörper mit Kern. 2: Peripherer Fortsatz. 3: Endkegel. 4: Riechhärchen. 5: Zentraler Fortsatz (Beginn einer Olfactoriusfaser).

angenehme Empfindungen hervorrufen, veranlassen. Auch dient die Erregung von Geschmacks- und Geruchsnerven zur reflektorischen Anregung der Sekretion der Verdauungssäfte.

Geruchssinn.

Das Geruchsorgan liegt in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut (oberste Teile der Nasenscheidewand, obere Muschel, oberer Teil der mittleren Muschel). Es besteht aus Stäbchen, die zwischen den Epithelzellen liegen und außen in feinen Härchen, den Riechhärchen, frei endigen (siehe Fig. 36 und 37), nach innen aber verbunden sind mit den Riechzellen, deren Achsenzylinder durch die Siebbeinplatte in den Bulbus olfactorius übergehen (siehe S. 200).

Adäquate Reize des Geruchsorgans sind gewisse Gase, die von vorne her durch die Nasenlöcher oder von hinten her durch die Choanen zur Regio olfactoria gelangen.

Die Reizschwelle ist für manche riechende Gase sehr niedrig; es genügt z. B. von Moschus und Buttersäure 1 Millionstel Milligramm in 1 Liter Luft zur Erregung der Geruchsempfindung, von Mercaptan sogar noch weniger.

Das Geruchsorgan ermüdet für einen Reiz sehr schnell.

Wenn das Geruchsorgan für einen bestimmten Geruch völlig erschöpft ist, so kann es doch für andere Gerüche leistungsfähig geblieben sein.

Der Geruchssinn hat eine große Zahl verschiedener Empfindungsqualitäten, die aber noch nicht zu klassifizieren sind. Mischgerüche kommen vor bei Einwirkung zweier oder mehrerer riechender Stoffe auf das Geruchsorgan. Manche Gerüche vermögen sich gegenseitig vollständig aufzuheben.

Aetzende Gase bringen Tastempfindungen in der Nasenschleimhaut hervor, welche die Geruchsempfindungen begleiten können.

Geschmackssinn.

Das Geschmacksorgan besteht aus den Geschmacksknospen, d. s. 80 μ lange und 40 μ dicke Gebilde, die aus je einem Bündel langgestreckter

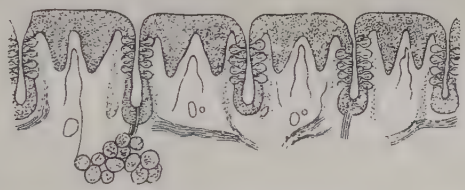


Fig. 38. Querschnitt durch die Geschmackspapillen der Zunge, in denen die Geschmacksknospen liegen.

spindelförmiger Zellen bestehen (siehe Fig. 38 und 39). Die äußeren zugespitzten Enden der Zellen ragen in eine grübchenartige Vertiefung des Zungenepithels. Die Verästelungen der zutretenden Nervenfasern endigen zwischen diesen Zellen. Geschmacksknospen finden sich im Epithel der Papillae circumvallatae, foliatae und einiger fungiformes der Zunge, ferner im weichen Gaumen und in den hinteren Gaumenbögen. Die Geschmacksnerven verlaufen hauptsächlich im Glossopharyngeus und gehen teils direkt zu den hinteren Teilen des Zungenrückens, teils durch den Nervus tympanicus und den Lingualis zu den Rändern des vorderen Teils der Zunge. Auch im Trigeminus sollen Geschmacksnerven enthalten sein. Der vordere Teil des Zungenrückens enthält keine Geschmacksorgane.

Adäquate Reize der Geschmacksorgane sind gewisse wasserlösliche Substanzen.

Durch mechanische und thermische Reize sind die Geschmacksorgane nicht zu erregen.

Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt von der Konzentration der Lösungen ab. Für die verschiedenen schmeckenden Stoffe ist die Reizschwelle verschieden, z. B. beträgt die erforderliche Konzentration für Chininsulfat 0,0001 %, für Schwefelsäure 0,001 %, für Kochsalz 0,4 %, für Rohrzucker 1 %.

Die Empfindlichkeit der Geschmacksorgane ist übrigens in den verschiedenen Teilen der Zunge eine verschiedene.

Die Intensität der Geschmacksempfindung ist ferner umso größer, je größer die gereizte Zungenoberfläche ist. Die Erregung der Geschmacksempfindung wird begünstigt durch Reiben der Zunge am Gaumen.

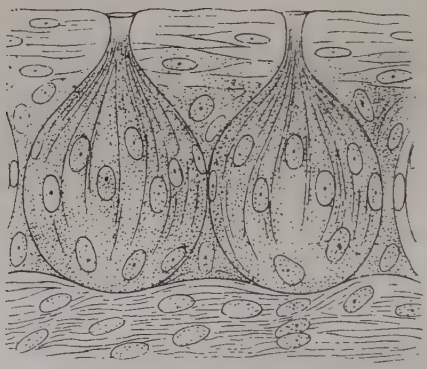


Fig. 39. Geschmacksknospen bei stärkerer Vergrößerung.

Die vorteilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10° und 35° C. Heißes und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf.

Es gibt vier Qualitäten der Geschmacksempfindung:

1. bitter: bewirkt durch Alkaloide, Bittersalz,
2. sauer: „ „ Säuren,
3. salzig: „ „ manche Neutralsalze,
4. süß: „ „ Zucker, mehrwertige Alkohole, Saccharin, Chloroform u. s. w.

Auch Mischempfindungen zweier oder mehrerer Geschmacksqualitäten kommen vor. Manche Geschmacksqualitäten heben sich gegenseitig auf, z. B. „süß“ und „salzig“.

Durch Kokaïn wird der Geschmacksinn besonders für „bitter“, durch die Gymnemasäure für „süß“ und „bitter“ aufgehoben.

Die Geschmacksempfindung wird oft begleitet von Tastempfindungen („herber Geschmack“) und Geruchsempfindungen („Geschmack des Weinbuketts“). Zur Prüfung der Geschmacksempfindungen muß

daher die Nase zugehalten werden. Auch der sogenannte „alkalische“ und der „metallische“ Geschmack beruhen auf Geruchsempfindungen.

Kapitel XXV. **Die Sinnesorgane der Haut.**

Die hier abzuhandelnden Sinnesorgane finden sich hauptsächlich in der äußeren Haut, erstrecken sich aber auch noch über einen Teil der an die Haut angrenzenden Schleimhäute von Mund, Rachen, Nase, Conjunctiva, After, Scheide und Urethra. Eine Art von diesen Sinnesorganen, nämlich die Schmerzsinnesapparate, kommt nicht nur in der Haut und in der Schleimhaut vor, sondern findet sich auch in anderen Organen des Körpers.

Die Organe des Hautsinns. Die Hautsinnesorgane liegen in den Endigungen sensibler Nerven in der Haut. Diese Endigungen sind folgende:

1. Freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen.

2. Nervenkränze der Haare, welche die Haarbälge dicht unter der Mündung der Talgdrüsen umgeben.

3. Tastzellen, d. s. Zellen in den tiefsten Schichten der Epidermis und den angrenzenden Schichten der Lederhaut, an welche sich marklose Nervenfasern anlegen.

4. Endkolben, d. s. zylindrische oder ovale Körperchen, bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit körnig aussehender, gallertiger Innensubstanz, in der die hinzutretenden Nervenfasern endigen. Hierher gehören:

a) Meißners Tastkörperchen, elliptische, quergestreifte Gebilde, in denen die Nervenendigungen ein kompliziertes Geflecht bilden.

b) Krauses Endkolben, zylinderförmige Gebilde, in denen der hinzutretende Achsenzylinder gerade gestreckt verläuft und frei endigt.

c) Nervenknäuel oder Genitalnervenkörperchen, ovale, nicht quergestreifte Körperchen, die im übrigen ähnlich den Tastkörperchen gebaut sind.

d) Ruffinische Endkolben, von zylindrischer Gestalt, großen Dimensionen, und von tiefer Lage.

e) Vater-Pacinische Körperchen, deren Hülle aus einer großen Zahl ineinander geschachtelter Lamellen besteht.

1. Die Qualitäten des Hautsinns.

Es gibt vier Qualitäten von Hautsinnesempfindungen, nämlich Tast-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindung.

Die verschiedenen Qualitäten sind in verschiedenen Punkten der Haut lokalisiert. Es gibt Punkte, deren isolierte Erregung nur Tastempfindung auslöst, sogenannte Tastpunkte; ferner gibt es davon unterscheidbare Wärmepunkte, Kältepunkte, Schmerzpunkte.

Die vier Arten von Sinnespunkten sind nicht auf der ganzen Körperoberfläche gleichmäßig verteilt. Manche von ihnen fehlen an einigen Stellen. Z. B. enthält die Mitte der Cornea nur Schmerzpunkte, keine Tast-, Wärme- und Kältepunkte. Der Rand der Cornea und die Conjunctiva bulbi enthalten Schmerz- und Kältepunkte, dagegen keine Wärme- und Tastpunkte.

ebenso die Glans penis. Dagegen ist ein Teil der Wangenschleimhaut frei von Schmerzpunkten.

Da, wo die vier Sinnespunkte alle zusammen vorkommen, finden sich im Mittel 1—2 Wärmepunkte, 12 Kältepunkte, 25 Tastpunkte, 100—200 Schmerzpunkte auf 1 cm^2 Hautfläche.

Das Kind wird mit der vollen Ausstattung an Hautsinnesnerven geboren, deren Endapparate daher hier viel dichter liegen als beim Erwachsenen. Hautnarben enthalten in der Regel nicht mehr die Hautsinnesapparate, ausgenommen die Schmerzpunkte.

a) Die Tastempfindung.

Adäquater Reiz für die Tastsinnesorgane ist ein auf die Haut ausgeübter Druck. Ueber die Art der Erregung der Nervenendigungen durch den Druck ist nichts Sicheres bekannt. Erregung der Tastapparate findet nur da statt, wo gedrückte und nicht gedrückte Hautstellen aneinander grenzen, wo also ein Druckgefälle existiert.

Taucht man z. B. einen Finger in Quecksilber, so hat man an den tief eingetauchten Hautstellen keine Tastempfindung, wohl aber in dem Kreis, der an der Grenze zwischen Quecksilber und Luft liegt.

Ebenso wie durch Druck kann auch durch einen an der Haut ausgeübten Zug Tastempfindung ausgelöst werden. Wird der Zug nur an einer sehr kleinen Hautfläche, etwa nur an einem Tastpunkt ausgeübt, so ist die entstandene Tastempfindung genau gleich der durch Druck bewirkten. Erst bei Reizung größerer Flächen können wir Druck und Zug unterscheiden.

Die Organe für den Tastsinn sind die Haarnervenkränze und die Meißnerschen Körperchen, aus folgenden Gründen:

1. An behaarten Körperstellen liegt dicht neben der Austrittsstelle jeden Haares ein Tastpunkt. Das Haar dient als Tastapparat; es stellt einen zweiarmigen Hebel dar, dessen kurzer Arm in der Haut dem sensiblen Apparat anliegt, während der lange Arm dem Reiz zum Angriff dient.

2. An unbehaarten Körperstellen entsprechen die Tastpunkte der Verteilung der Meißnerschen Körperchen.

Die Zahl der Tastpunkte ist an verschiedenen Hautstellen verschieden. Auf dem Handteller kommen 40—50 auf 1 cm^2.

Die Reizschwelle, d. i. der geringste zur Auslösung einer Tastempfindung nötige Druck, hängt ab:

1. von dem Reizorte. Am empfindlichsten sind Lippen, Fingerspitzen und Stirn. Für die Fingerspitze wird bei Reizung einer Fläche von 1 mm^2 die Reizschwelle zu 0,03 g angegeben. Am wenigsten empfindlich sind Hautstellen mit dicker Epidermis, z. B. die Schwielen der Fußsohle.

2. von der Größe der gereizten Fläche.

Mit wachsender Reizfläche nimmt die Reizschwelle zuerst schnell ab, dann wieder langsam zu.

3. von der Geschwindigkeit der Reizeinwirkung.

Die Reizschwelle ist bis zu einer gewissen Grenze umso kleiner, je schneller der Druck auf die Haut ausgeübt wird. Bei dauernder Einwirkung eines Tastreizes nimmt die Intensität der Tastempfindung bald ab.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für zwei verschieden große Druckreize entspricht bei mittleren Belastungen dem Weberschen Gesetze (siehe S. 205); die Unterschiedschwelle beträgt hier etwa $^1/_{30}$ des einwirkenden Gewichts, d. h. man kann zwei Gewichte noch als verschieden schwer erkennen, wenn sie sich verhalten wie 30 : 31.

Für sehr geringe und sehr große Lasten soll das Webersche Gesetz nicht gelten.

Die Tastempfindung klingt sehr schnell an und ab. Man kann daher 500 einzelne Reizungen in der Sekunde noch gesondert voneinander unterscheiden.

b) und c) **Die Wärme- und Kälteempfindung.**

Sie entstehen entweder, wenn bei gleichbleibender Wärmeabgabe von der Hautoberfläche die Wärmezufuhr zur Haut vermehrt oder vermindert wird, oder wenn bei gleicher Wärmezufuhr die Abgabe vermindert oder vermehrt wird. Letzteres ist der Fall bei Berührung der Haut mit warmen oder kalten Körpern. Temperaturempfindungen werden demnach hauptsächlich durch Veränderungen der Hauttemperatur ausgelöst, weniger durch bleibende höhere oder niedrigere Temperaturen.

Indifferenzpunkt heißt die Temperatur, bei der weder die Kälte- noch die Wärmesinnesorgane erregt werden. Die Lage des Indifferenzpunktes ist veränderlich, weil die Temperatursinnesorgane sich an verschiedene Temperaturen adaptieren können. Je nach Lage des Indifferenzpunktes kann ein und dieselbe Temperatur bald kalt, bald warm, bald indifferent erscheinen. Die mit Kleidern bedeckte Rückenhaut hat einen Indifferenzpunkt von 32° C.

Bemerkenswert ist, daß eine paradoxe Kälteempfindung unter Umständen auftreten kann bei Berührung eines Kältepunkts mit einem heißen Gegenstand.

Durch die gleichzeitige Reizung von Wärme- und Kältepunkten wird die Empfindung „heiß“ hervorgerufen.

Die Temperaturempfindung ist umso intensiver, je stärker die Temperaturänderung ist, je schneller sie eintritt, und je größer die betroffene Hautfläche ist.

Besonders temperaturempfindlich sind die Haut des Gesichts und des Rumpfes, weniger die der Extremitäten.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Temperaturdifferenzen ist am größten bei Berühren der Haut mit Körpern, deren Temperatur zwischen 27° und 33° C. liegt. Man kann hier noch Temperatur-

differenzen von $^1/_{20}{}^0$ unterscheiden. Für höhere und niedrigere Temperaturen ist das Unterscheidungsvermögen geringer.

Als Organe für den Kältesinn dienen wahrscheinlich die Krauseschen Endkolben, für den Wärmesinn die Ruffinischen Nervenendigungen.

d) **Die Schmerzempfindung.**

Die Erregung der Schmerzpunkte kann durch verschiedenartige Reize hervorgebracht werden. Druck- und Temperaturreize müssen, um Schmerzpunkte zu erregen, größer sein, als um Tast- und Temperaturpunkte zu erregen.

Die Sinnesorgane für den Schmerzsinn sind wahrscheinlich die freien Nervenendigungen in der Epidermis. In der Mitte der Cornea, die nur Schmerzpunkte enthält, finden sich nur freie Nervenendigungen.

Die Schmerzempfindung klingt langsamer an und ab, als die Tast- und Temperaturempfindung. Bei kurzdauernder Reizung kann man daher wahrnehmen, daß die Schmerzempfindung erst nach der Tast- oder Temperaturempfindung auftritt. Man kann die von schnell aufeinander folgenden Reizen ausgelösten Schmerzempfindungen nicht mehr gesondert voneinander unterscheiden, wenn mehr als 20 Reize in 1 Sek. einwirken.

Die Schmerzempfindung ist oft kombiniert mit Tast- oder mit Temperaturempfindungen; in letzterem Falle entstehen die Empfindungen „schneidend kalt“ oder „brennend heiß“.

2. **Lokalisation der Empfindungen in der Haut.**

Die vom Hautsinn herrührenden Empfindungen werden lokalisiert in die Haut. Wir vermögen auf Grund dessen den gereizten Ort anzugeben.

Als Maß des Lokalisationsvermögens dient die Raumschwelle, d. i. die kleinste Distanz, bei welcher zwei gereizte Hautpunkte noch unterschieden werden können. Das Lokalisationsvermögen ist bisher hauptsächlich für den Tastsinn untersucht worden.

Die Raumschwelle fällt verschieden aus, je nachdem man die beiden Hautpunkte gleichzeitig oder nacheinander reizt.

Die Raumschwelle bei Simultanreizung oder die Simultanschwelle ist in verschiedenen Hautbezirken verschieden; sie beträgt

an der Zungenspitze	1 mm,	an der Stirn	22 mm
„ „ Fingerkuppe	2 „	am Handrücken	31 „
„ „ Lippe . .	4,5 „	am Oberarm u. Oberschenkel	68 „

Die Raumschwelle bei Successivreizung oder die Successivschwelle ist viel kleiner als die Simultanschwelle; sie ist gleich dem Abstand der einzelnen Tastpunkte voneinander. Für Successiv-

reizung hat also jeder einzelne Tastpunkt sein besonderes Lokalzeichen.

Die Successivschwelle ist jedoch größer, wenn nicht bloß angegeben werden soll, ob der zweite Reiz überhaupt an einem anderen Orte wirkt als der erste, sondern wenn auch die Richtung, in der der zweite Reizort vom ersten aus liegt, erkannt werden soll.

Empfindungskreis heißt ein Hautbezirk, innerhalb dessen zwei gleichzeitig gereizte Punkte nicht mehr getrennt voneinander wahrgenommen werden. Die Empfindungskreise sind keine festen anatomischen Größen, sondern sie beruhen wahrscheinlich auf zentraler Irradiation der Erregung.

Kapitel XXVI. **Lage- und Bewegungsempfindung.**

1. **Funktion der Maculae und Cristae acusticae.**

Der hintere Teil des knöchernen Labyrinths im inneren Ohr wird von den drei Bogengängen (Canales semicirculares) gebildet, drei C-förmig gekrümmten Knochenröhren, die vom Vestibulum ausgehen und wieder in ihm münden. Jeder Kanal besitzt an einem der beiden Enden eine erweiterte Mündung (Ampulle). Der seitliche Bogengang liegt in einer horizontalen Ebene, der obere und der hintere stehen in vertikalen Ebenen, und zwar ist die Ebene des oberen von vorne außen nach hinten innen, die des hinteren von vorne innen nach hinten außen gerichtet. Die drei Ebenen, in denen die Bogengänge liegen, stehen aufeinander senkrecht; ferner liegt die Ebene des oberen Bogenganges der einen Seite parallel der des hinteren der anderen Seite.

Die Bogengänge sind mit dem häutigen Labyrinth (siehe S. 236 und Fig. 34) ausgekleidet. Die Wand des häutigen Labyrinths ist verdickt an je einer Stelle im Utriculus und Sacculus (Maculae acusticae utriculi et sacculi) und an Leisten in den Ampullen (Cristae acusticae). Die Epithelzellen, die die Innenwand des häutigen Labyrinths auskleiden, sind an den Maculae und Cristae umgebildet zu Haarzellen, deren Haare, durch eine gelatinöse Masse zusammengehalten, in das Innere des häutigen Labyrinths hineinragen. Diese Haarzellen sind mit Acusticusfasern verbunden, die hauptsächlich im Nervus vestibularis, sowie auch in zwei kleineren Zweigen des Acusticus verlaufen.

Den beiden Maculae liegt eine dünne gallertige Membran auf, die Otolithenmembran, deren Oberfläche kleine Hörsteine (Otolithen, aus kohlensaurem Kalk bestehend) trägt.

Die Nervenfasern des Acusticus, welche zu diesen Teilen des Labyrinths gehen, sind nicht Hörnerven, sondern sie dienen für die Wahrnehmung der Haltung und Bewegung des Kopfes. Ihr Neuroepithel wird mechanisch gereizt, und zwar das Neuroepithel der Maculae durch den Zug, den die Otolithen ausüben, das Neuroepithel der Cristae dagegen durch Flüssigkeitsverschiebungen in der Endolymphe, die bei Kopfdrehungen entstehen.

Die Gleitrichtung der Otolithen soll bei den beiden Otolithenorganen verschieden sein; der Otolith des Sacculus soll in vertikaler, der des Utriculus in horizontaler, schräg sagittaler Richtung gleiten. Der zur Erregung des Maculaepithels notwendige Zug wird hervorgebracht entweder durch die Schwere des Otolithen, oder bei geradlinigen Bewegungen des Kopfes durch das Zurückbleiben des trägen Otolithen.

Die zur Erregung des Cristaepithels nötige Flüssigkeitsverschiebung wird durch das Zurückbleiben der trägen Flüssigkeit bei den Kopfdrehungen bewirkt.

Wegen der verschiedenen Gleitrichtung der Otolithen und der verschiedenen Lage der Bogengangebenen kommt bei verschiedener Stellung resp. Bewegung des Kopfes Erregung verschiedener Nervenendigungen zu stande.

Von den Bogengängen und Otolithenorganen aus werden zum Teil jene reflektorischen koordinierten und kompensatorischen Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung der normalen Kopfstellung und des Körpergleichgewichts dienen. Auch kompensatorische Augenbewegungen (S. 194) werden von den Bogengängen ausgelöst.

Zerstörung der Bogengänge bei Tieren hat Störungen in der normalen Haltung und Bewegung des Kopfes und des ganzen Körpers (Zwangshaltungen und -bewegungen) zur Folge; ferner treten Schwächung der Energie und des Tonus der Skelettmuskeln und Schädigung des Muskelgefühls auf. Reizung eines Bogenganges hat Kopfdrehung in der Richtung der Ebene des betreffenden Bogenganges zur Folge.

Bei Taubstummen, bei denen oft die Bogengänge und Otolithenorgane mit erkrankt sind, fehlen auch oft manche kompensatorische Bewegungen.

Abnorme Reizung der Otolithenorgane und Bogengänge bewirkt Schwindelerscheinungen. In dieser Weise kommt auch die Seekrankheit zu stande. Tiere, denen diese Organe entfernt sind, werden nicht mehr seekrank. Auch bei vielen Taubstummen bleiben diese Schwindelerscheinungen aus.

2. Gelenk-, Muskel- und Sehnensensibilität.

Die Gelenkflächen der Knochen haben Sinnesorgane, die den Tastsinnesorganen der Haut verwandt sind, und die durch Druck der Knochen aufeinander gereizt werden. Da dieser Druck abhängt von der Lage der Knochen zueinander, so vermögen die Gelenksinnesapparate Empfindungen zu liefern, die uns über die Stellung und Bewegung der Glieder orientieren.

Die Endigungen der zentripetalen Nerven, welche diese Empfindungen vermitteln, sind wahrscheinlich die Vater-Pacinischen Körperchen.

Zur Orientierung über die Lage und Bewegung der Glieder dienen ferner die Empfindungen der Muskelspannung.

Diese Empfindungen kommen zu stande durch Reizung der sensiblen Nerven nicht nur in den Muskeln, sondern auch in den zugehörigen Sehnen. Die Sehnennerven scheinen sogar größere Bedeutung für die Empfindung der Spannung zu haben, als die Muskelnerven, welch letztere eher Empfindungen vermitteln, die über den Grad der Leistungsfähigkeit der Muskeln Aufschluß geben (Ermüdungsempfindung).

Die Empfindung der Muskelspannung ermöglicht uns auch, das Gewicht gehobener Gegenstände zu schätzen. Die Muskelsensibilität ist zu messen durch die Bestimmung der Genauigkeit, mit der gehobene Gewichte geschätzt werden.

Von manchen Autoren wird übrigens angenommen, daß die Empfindung der Muskelanstrengung dadurch zu stande kommt, daß der Grad der Innervationsstärke der motorischen Nerven in den Zentralorganen uns direkt zum Bewußtsein gelangt.

Die zentripetalen Nerven der Muskeln, Sehnen und Gelenke vermitteln auch reflektorisch koordinierte und kompensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts. Es treten Störungen in diesen Bewegungen ein, wenn jene zentripetalen Bahnen leitungsunfähig geworden sind, z. B. bei Rückenmarksschwindsucht (siehe S. 182 und 193).

Anhang. Organempfindungen.

Die Organempfindungen sind Empfindungen, welche dadurch entstehen, daß durch innere Vorgänge die in den Organen befindlichen sensiblen Nerven gereizt werden. Diese Empfindungen sind meist von so unbestimmtem Charakter, daß über sie zur Zeit noch wenig Sicheres auszusagen ist; ihre Erkenntnis ist erschwert dadurch, daß sie vielfach von starken Gefühlen (Gefühl der Lust und Unlust) begleitet sind, durch die ihre Qualität verdeckt wird. Man bezeichnet sie als „Gemeingefühle“ oder „Gemeinempfindungen“. Hierher gehören z. B. Hunger, Durst, Schauder, Müdigkeit, Wohlbehagen, Unbehagen, Schwindel, Wollust.

Von besonderem physiologischen Interesse sind unter diesen Organempfindungen Hunger und Durst, weil sie die Veranlassung zur Aufnahme fester und flüssiger Nahrung geben.

Hungerempfindung ist die Empfindung einer Leere des Verdauungskanals, die bei Anfüllung des Magens selbst mit unverdaulichen Substanzen wieder verschwindet. Bei der Erregung der Hungerempfindung scheinen demnach wesentlich die sensiblen Nerven des Magens und des Darmes beteiligt zu sein. Bei langdauerndem Hunger tritt allerdings noch eine undefinierbare Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfnis ein.

Durst ist eine Empfindung von Trockenheit im Rachen, die verschwindet, wenn man die Gaumen- und Rachenschleimhaut befeuchtet. Die Durstempfindung ist demnach bedingt dadurch, daß sensible Nerven dieser Schleimhaut durch Austrocknen erregt werden.

Zu den Organempfindungen gehören auch die Schmerzempfindungen, die von inneren Organen ausgehen können (siehe S. 243). Die Lokalisation des Schmerzes in den inneren Organen ist sehr unvollkommen.

3. Teil. Fortpflanzung und Entwicklung.

Kapitel XXVII. Die Zeugung.

Durch **Urzeugung** (Generatio aequivoca), d. i. Entstehung lebendiger Substanz aus lebloser Materie, müssen zwar die ersten Lebewesen entstanden sein; gegenwärtig kommt aber Urzeugung, soviel bekannt, nicht mehr vor, sondern nur Zeugung durch **Fortpflanzung**, bei der neue Lebewesen aus abgetrennten Teilen schon bestehender Lebewesen sich entwickeln.

Die Fortpflanzung kann sein:

a) eine **ungeschlechtliche** (Zeugung durch Teilung, Knospung, Sporenbildung); hierbei entwickelt sich ein abgetrenntes Stück eines Lebewesens zu einem neuen Individuum;

b) eine **geschlechtliche**, bei der zwei geschlechtlich differenzierte Zellen (das Ei und die Samenzelle) sich vereinigen und zusammen zu einem neuen Lebewesen sich entwickeln. Die beiden Geschlechtszellen entstammen entweder nur einem Individuum oder zwei geschlechtlich verschiedenen Individuen.

Der Mensch pflanzt sich fort durch geschlechtliche Zeugung, indem sich die vom Weibe gelieferte Eizelle mit der dem Manne entstammenden Samenzelle vereinigt und zu einem neuen Individuum entwickelt.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.

1. Die Zusammensetzung des Samens.

Der Samen ist eine zähe, weißlich trübe, eigentümlich riechende, neutral oder alkalisch reagierende Flüssigkeit, in der die Samenfäden oder Spermatozoën suspendiert sind.

Der Samen enthält 10 % Trockensubstanz, darunter hauptsächlich Eiweißstoffe, besonders Mucin, ferner Lecithin, Cholesterin, Fette, Salze und schließlich das Spermin, C_2H_5N, eine Base, die im Samen als phosphorsaures Salz vorhanden ist und beim Eintrocknen des Samens kristallinisch ausfällt.

Die Spermatozoën enthalten die gewöhnlichen Bestandteile kernreicher Zellen: Eiweiß, Nucleoalbumin, Nucleïn, Purinbasen, Kaliumphosphat. 1 mm^3 Samen enthält ungefähr 60000 Spermatozoën.

Die **Spermatozoën** sind Zellen, die aus dem birnförmigen Kopf, dem stäbchenförmigen Mittelstück und dem fadenförmigen Schwanz

bestehen. Der Samenfaden des Menschen ist 0,05 mm lang. Die Zellen sind protoplasmaarm, der Kopf ist der Kern, das Mittelstück ist das Centrosom, der Schwanz das Protoplasma.

Die Samenfäden bewegen sich durch die geißelförmige oder schlängelnde Bewegung des Schwanzes, wobei sie manchmal zugleich Drehungen um ihre Längsachse ausführen. Die Bewegungsgeschwindigkeit beträgt etwa 0,06 mm in 1 Sek. Die Bewegung der Samenfäden ist am kräftigsten gleich nach der Entleerung des Samens. Sie wird begünstigt durch schwach alkalische Reaktion. Stark alkalische sowie saure Reaktion hemmen die Bewegung. In dem weiblichen Genitalkanal erhalten sich die Samenfäden sehr lange beweglich.

2. **Die Bildung des Samens.**

Die Bildung der Spermatozoën erfolgt in den gewundenen Kanälchen der Hoden. Gewisse Zellen der Wandung dieser Kanälchen vermehren sich durch Zellteilung; die neugebildeten Zellen lösen sich los und wandeln sich in die Spermatozoën um. Im Hoden und Nebenhoden wird zugleich auch Flüssigkeit gebildet, in der die Spermatozoën suspendiert sind. Der im Hoden gebildete Samen gelangt in die Samenleiter, wo er sich ansammelt. Bei der Ejakulation mischen sich ihm die Sekrete der Drüsen des Samenleiters, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen bei. Ueber die Sekretion in diesen Drüsen, sowie über die Beschaffenheit und Bedeutung der einzelnen Sekrete ist kaum etwas bekannt.

3. **Entleerung des Samens. Ejakulation.**

Die Entleerung des Samens erfolgt in der Weise, daß während der Erektion durch Muskeltätigkeit der Samen aus den Samenleitern und der Harnröhre ausgetrieben wird.

Bei der **Erektion** füllen sich die Blutgefäße des Penis stark an. Die Anfüllung der Blutgefäße kommt dadurch zu stande, daß der Zufluß des Blutes gesteigert wird durch Erweiterung der zuführenden Arterien. Diese Erweiterung wird bewirkt durch vasodilatatorische Nerven, die Nervi erigentes (siehe S. 49).

Vielleicht wird dabei auch der Abfluß des Blutes gehemmt durch Kompression der Venae profundae penis. Die Kompression dieser Venen geschieht durch Kontraktion der Musculi transversus perinei, ischio-cavernosus und bulbo-cavernosus.

Das nervöse Zentrum, von dem aus die Erektion bewirkt wird, liegt im Lendenmark. Es kann erregt werden einmal reflektorisch durch Reizung sensibler Nerven des Penis, zweitens aber auch vom Großhirn aus (bei sinnlichen Vorstellungen).

Die **Ejakulation** erfolgt dadurch, daß der Samen, nachdem er durch Kontraktionen der Muskeln der Samenleiter und Samenblasen in die Harnröhre getrieben ist, durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus aus der Harnröhre entleert wird. Der Ejakulationsakt kommt reflektorisch zu stande nach Reizung der sensiblen Nerven der Glans penis. Das Zentrum für den Ejakulationsakt liegt im Lendenmark.

Bei einer Ejakulation werden 1—5 cm^3 Samen entleert.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.

1. Das Ei.

Die weibliche Keimzelle oder das Ei ist eine runde Zelle von etwa 0,2 mm Durchmesser; ihr Protoplasma wird Dotter, ihr Kern Keimbläschen genannt. Das Ei ist umhüllt von einer Membran, der Zona pellucida. An dem Eidotter unterscheidet man:

1. das eigentliche Protoplasma oder den Bildungsdotter,
2. das Deutoplasma oder den Nahrungsdotter, der nur als Nährmaterial dient und in Form von Kugeln, den Dotterkörnern, dem Protoplasma des Eies eingelagert ist.

Der Eikern ist hell und doppelt konturiert; er schließt den Keimfleck ein. Die Eihaut erscheint radiär gestreift.

2. Die Bildung des Eies.

Die Eier finden sich im Eierstock in den Graafschen Follikeln, das sind kugelige Blasen, die im reifen Zustand 10—15 mm Durchmesser haben. Die Follikel sind in das bindegewebige Stroma des Eierstockes eingebettet und umgeben von einer gefäßhaltigen Kapsel. Die innere Wand dieser Kapsel wird von mehrschichtigem Epithel ausgekleidet. Dieses Epithel findet sich an einer Stelle zu einem größeren Zellenhaufen entwickelt, in dessen Mitte das Ei liegt. Der Innenraum des Follikels ist gefüllt mit einer gelblichen eiweißhaltigen Flüssigkeit.

Die Graafschen Follikel entstehen in folgender Weise: Die Oberfläche des Eierstocks ist mit Zylinderepithel, dem Keimepithel überzogen, das auch die schlauchförmigen Einstülpungen der Ovarialoberfläche auskleidet. Diese Einstülpungen wachsen in die Tiefe und werden durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Die abgeschnürten Schläuche entwickeln sich zu den Follikeln. Im Keimepithel finden sich schon die runden Eizellen, die mit dem Epithel der Schläuche in die Tiefe wachsen. Die erste Anlage der Follikel erfolgt schon beim Embryo. Bei ihrer Reifung rücken sie aus der Tiefe des Stroma gegen die Oberfläche des Eierstocks vor.

3. Die Lösung des Eies oder die Ovulation.

Die Lösung des Eies geschieht durch Bersten des reifen Graaf-

schen Follikels. Es nimmt dabei die Größe und Wandspannung des Follikels durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so zu, daß die Wand platzt.

Die Stelle des Ovariums, an der der Follikel gesessen hat, bildet sich zum Corpus luteum um (siehe hierzu auch S. 121).

Das Ei gelangt dann in den Anfangsteil der Tuben und wird vom Flimmerepithel durch die Tuben in den Uterus befördert.

Beim Menschen tritt die Eilösung in regelmäßigen 4wöchentlichen Perioden auf. Nach der Eilösung erfolgt die Menstruation, d. i. eine mehrtägige kapilläre Blutung der Uterinschleimhaut. Der Blutung geht eine Auflockerung der Schleimhaut voraus.

Bei einer Menstruation werden 100—200 g Blut entleert. Das entleerte Blut ist mit Schleim vermischt und enthält auch abgestoßene Epithelien des Uterus und der Scheide.

4. **Die Eireife.**

Der Befruchtung geht voraus eine Veränderung des Eies, die man als Eireife bezeichnet. Es rückt dabei der Eikern nahe an die Eihaut und teilt sich durch indirekte Kernteilung in zwei Kerne. Der eine von den beiden neugebildeten Kernen wird durch die Eihaut hindurch nach außen ausgestoßen; er heißt Richtungskörper. Dann erfolgt nochmals eine Kernteilung und die Ausstoßung eines zweiten Richtungskörpers. Der nun bleibende Kern rückt wieder in die Mitte des Eies. Er wird weiblicher Vorkern genannt.

§ 3. Die Befruchtung.

Die beim Begattungsakt in die weibliche Scheide entleerten Spermatozoën wandern durch den Uterus und die Eileiter in den Tubentrichter. Diese Bewegung erfolgt aktiv und zwar entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, in der das Flimmerepithel die Samenfäden zu bewegen sucht.

Nach der Eilösung erfolgt die Befruchtung im Tubentrichter, indem eines der Spermatozoën durch die Eimembran in das Ei eintritt. Sein Schwanz verschwindet. Der Kopf wird zu dem männlichen Vorkern. Der weibliche und der männliche Vorkern nehmen alsdann erheblich an Größe zu und wandern aufeinander zu. Nach Verlust der Kernmembran zerfällt der Kernfaden jedes Kernes in eine Anzahl schleifenartiger Stücke. Diese Kernfadenstücke vermischen sich. Aus der so vereinigten Ei- und Samenzelle entwickelt sich durch Kern- und Zellteilung, sowie Zelldifferenzierung das neue Individuum.

Während unbefruchtete Eier bald zu Grunde gehen, wird das befruchtete Ei, das in etwa 8 Tagen durch die Tuben in den Uterus gelangt, dort festgehalten. Es senkt sich in eine Grube der Uterusschleimhaut, welche sich stark verdickt. Die Wände der Grube verwachsen mit der Eihaut und überwuchern das Ei. Die mit der Eihaut verwachsene Stelle der Uterusschleimhaut bildet später die Placenta.

Kapitel XXVIII. **Physiologie des Embryo.**

§ 1. Stoffwechsel des Embryo.

a) **Die Blutbewegung.**

Für das Verständnis der Blutbewegung des Embryo ist folgendes aus der Entwicklungsgeschichte der Eihäute vorauszuschicken (siehe auch Fig. 40).

Die befruchtete Eizelle teilt sich in viele Zellen, die nacheinander in drei Zellschichten sich der Eimembran anlegen und eine Höhle in der Mitte des Eies übrig lassen. So entsteht die **Keimblase.**

Die drei Schichten sind:

1. der **Ektoblast,** aus dem Nervensystem, sowie Haut- und Sinnesepithel hervorgehen;
2. der **Entoblast,** aus dem die Epithelien des Darms und seiner Ausstülpungen (Lungen und Drüsen) hervorgehen;
3. der **Mesoblast,** aus dem alle übrigen Gewebe hervorgehen.

Eine verdickte, biskuitförmige Stelle der Keimblasenwand, die **Keimscheibe,** krümmt sich an ihrem Rande einwärts und schnürt so einen Teil der Keimblase, nämlich die embryonale Darmhöhle, von dem übrigen Teile, d. i. dem **Dottersacke** ab; die Verbindung zwischen beiden Höhlen heißt Dottergang (d g, Fig. 40). Der Ektoblast soll sich in einer Falte über der einwärts gekrümmten Keimscheibe zusammenlegen; das innere Blatt dieser Falte soll über dem aus der Keimscheibe hervorgehenden Embryo zusammenwachsen und dadurch, daß es sich von der Keimblasenwand abschnürt, die Schafhaut oder das **Amnion** bilden, welches am Nabel in die Haut des Embryo übergeht. Nach einer anderen Auffassung bildet sich das Amnion durch eine Spaltbildung im Ektoblast. Das äußere Blatt des Ektoblastes legt sich an die Zona pellucida an und bildet mit dieser die seröse Hülle, später **Chorion** genannt. Auf der Oberfläche des Chorion entstehen zottenartige Auswüchse, die mit der Uterusschleimhaut

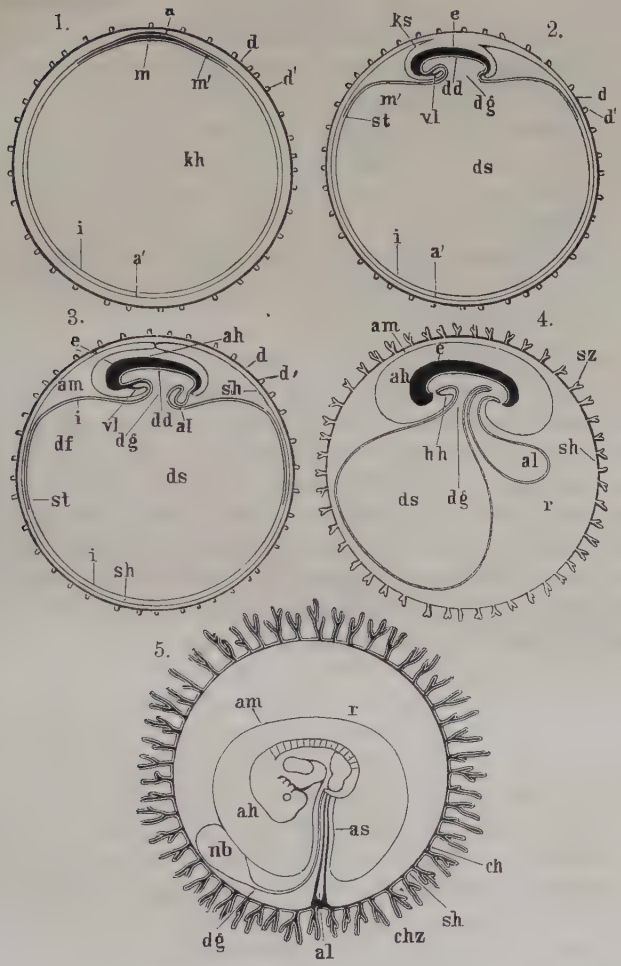


Fig. 40. Entwicklung der Eihüllen des Säugetieres (nach Kölliker).
1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryoanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten zum Amnionsack. Bildung der Allantois.
4. Verkleinerung des Dottersacks, Wachsen der Allantois. Bildung der Mund- und Afteröffnung
5. Rückbildung des Dottersacks, Allantois mit Chorion verwachsen, Vergrößerung der Amnionhöhle.

d: Zona pellucida. d': Zotte derselben. sh: Seröse Hülle. sz: Zotten. ch: Chorion. chz: Chorionzotten. am: Amnion. ks: Kopfscheide des Amnion. ah: Amnionhöhle. as: Nabelstrang mit Amnionscheide. aa': Ektoblast. i: Entoblast. mm': Mesoblast. dd: Embryonaler Teil des Entoblast (Darmdrüsenblatt). df: Area vasculosa. st: Sinus terminalis. kh: Keimblasenhöhle. ds: Dottersack. dg: Dottergang. al: Allantois. e: Embryo. r: Raum zwischen Chorion und Amnion. vl: Ventrale Leibeswand. hh: Herzhöhle. nb: Nabelbläschen.

verwachsen. Aus dem hinteren Teil der embryonalen Darmhöhle wächst eine schlauchförmige Ausstülpung, die **Allantois** oder der Harnsack in den Raum zwischen Dottersack und Chorion vor, deren innerer (im Embryo gelegener) Teil zur Harnblase wird. Der Allantoisschlauch verlängert sich nach außen, bis er in der 3. Woche das Chorion erreicht, er legt sich dann dem Chorion an und bildet mit ihm zusammen die **Placenta.** Das Lumen der Allantois verschwindet; sie wird zu einem Strang, der aus Schleimgewebe besteht und **Nabelstrang** heißt.

Bei der Erörterung der Lehre vom embryonalen Kreislauf sind zwei Perioden zu unterscheiden: 1. die Zeit des Dotterkreislaufs, 2. die Zeit des Placentarkreislaufs.

1. **Der Dotterkreislauf.** Die erste Anlage der Gefäße erfolgt in der Umgebung der Keimscheibe. Aus Zellen des Mesoblast entsteht hier eine Randvene (Sinus terminalis), von der die Blutgefäße in den embryonalen Körper hineinsprossen. Von der Wand der Vene aus wachsen nämlich Zellstränge in den Embryo hinein, die anastomosieren und die hohl werden unter Bildung von Interzellularräumen, welche sich mit Interzellularflüssigkeit füllen. Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen, in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefäßrohren, den primitiven Aorten, die in der Mitte zusammenwachsen zu einem Schlauch. Aus diesem Herzschlauch entwickelt sich später das Herz, indem derselbe durch S-förmige Krümmung sich teilt in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Durch eine Scheidewand, die in dem Herzschlauch entsteht, wird das rechte und das linke Herz gebildet. Aus dem Herzen gehen ursprünglich zwei Aortenbogen hervor, welche die Arteriae omphalomesentericae abgeben. Die Verästelungen der letzteren führen durch die Keimscheibe zur Randvene, während umgekehrt aus der Randvene Venen zum Herzen zurückführen. Der so entstandene Gefäßhof heißt Area vasculosa. Das Herz fängt gleich nach seiner Anlage als Schlauch auch an, rhythmisch zu schlagen, so daß die Blutflüssigkeit, die in dem Gefäßsystem sich gebildet hat, in Zirkulation versetzt wird. Bemerkenswert ist, daß der Herzmuskel sich rhythmisch kontrahiert zu einer Zeit, wo noch keine Ganglienzellen in ihm enthalten sind.

Durch den Dotterkreislauf wird dem Embryo Nahrungsmaterial zugeführt, das vom Blute aus dem Dottersack resorbiert wird.

Die roten Blutkörperchen entstehen zuerst in den sogenannten Blutpunkten oder Blutinseln, d. s. Zellenanhäufungen in den die Gefäße bildenden Zellsträngen. Die Zellen der Blutinseln bilden Blutfarbstoff, lösen sich

los und sind dann frei in der Blutflüssigkeit suspendiert als kernhaltige rote Blutkörperchen.

2. **Der Placentarkreislauf.** Aus der Bauchaorta, die entstanden ist aus der Vereinigung der primitiven Aortenbogen, gehen die beiden Nabelarterien durch den Nabelstrang zur Placenta, wo sie in Kapillaren übergehen. Aus diesen Kapillaren sammelt sich das Blut in der Nabelvene, die durch den Nabelstrang zum Nabel und von da unter der Leber her als Ductus venosus Arantii zur unteren Hohlvene geht.

Das rechte und das linke Herz sind zu dieser Zeit durch Scheidewände noch nicht vollständig getrennt. In der Vorhofsscheidewand befindet sich noch ein Loch, das Foramen ovale. Auch die Lungenarterie und die Aorta sind noch miteinander verbunden durch den Ductus Botalli. Das aus den Venen in den rechten Vorhof gelangende Blut strömt daher zum Teil durch das Foramen ovale direkt in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und in die Aorta weiter, zum Teil geht das Blut aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer und in die Lungenarterie und von hier direkt durch den Ductus Botalli in die Aorta. Nur ein kleiner Teil des Blutes durchfließt die embryonalen Lungen selbst. Diese Anordnung des Blutkreislaufs wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß der Gasaustausch des Blutes beim Embryo noch nicht in den Lungen erfolgt, daß also nur so viel Blut durch die Lungen fließen muß, als zu deren Ernährung und Wachstum nötig ist. Wenn nach der Geburt die Lungenatmung eintritt, so wird die Vorhofscheidewand des Herzens vollkommen hergestellt, und der Ductus Botalli obliteriert.

Die **Placenta** ist ein sehr gefäßreiches Gebilde, das aus zwei miteinander verwachsenen Teilen, einem uterinen und einem embryonalen, besteht. Die gefäßhaltigen Zotten des embryonalen Teils ragen in weite Blutgefäßräume, das sind die erweiterten Kapillaren des uterinen Teils der Placenta, hinein. Der große Reichtum der Placenta an Gefäßen, die einerseits dem fötalen, anderseits dem mütterlichen Kreislauf angehören, ermöglicht einen regen Stoffaustausch zwischen dem fötalen und dem mütterlichen Blut.

Die Bildung von roten Blutkörperchen erfolgt während des Placentarkreislaufs hauptsächlich in der Leber und der Milz des Embryo.

Etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab sind die embryonalen **Herztöne** zu hören, und zwar je nach der Lage des Embryo an verschiedenen Stellen über dem Uterus. Es sind das Doppeltöne, die oft begleitet sind von einem zischenden Geräusch, das durch die

Zirkulation des Blutes in der Nabelschnur zu stande kommt (das Nabelschnurgeräusch). Die Frequenz der Herzschläge beträgt beim Embryo 120—160 in der Minute. Sie wird durch Bewegungen des Embryo vergrößert.

b) **Die Atmung.**

Hinsichtlich der Atmung sind beim Embryo auch zwei Perioden zu unterscheiden. In der ersten Periode, die mit der Periode des Dotterkreislaufs zusammenfällt, wird dem Embryo noch nicht durch besondere Organe Sauerstoff zugeführt und Kohlensäure abgeführt. In der Periode des Placentarkreislaufs erfolgt die Atmung des embryonalen Blutes in der Placenta. Der Sauerstoff wird aus dem arteriellen mütterlichen Blut aufgenommen und die Kohlensäure an dieses Blut abgegeben.

Der Stoffwechsel des Embryo und dementsprechend auch das Atembedürfnis ist gering. Es genügt der Gasaustausch in der Placenta, um den Embryo nahezu apnoïsch zu erhalten; er weist höchstens sehr schwache Atembewegungen auf. Freilich hört dieser Zustand sofort auf, wenn etwa durch Kompression der Nabelschnur oder durch vorzeitige Lösung der Placenta der normale Gasaustausch des embryonalen Blutes gehemmt ist. Es kommt dann zu Sauerstoffmangel und zu Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blut, wodurch das Atemzentrum erregt und stärkere vorzeitige Atembewegungen ausgelöst werden können.

Die Lungen entwickeln sich im Embryo als paarige Ausbuchtungen der ventralen Wand des Schlunddarms und sind noch luftleer (atelektatisch); die Alveolen sind zwar vorgebildet, aber ausgefüllt von kubischen Epithelzellen. Ein negativer Druck im Pleuraraum ist noch nicht vorhanden. Wenn durch den ersten Atemzug nach der Geburt Luft eingesogen wird, so platten sich die Epithelzellen der Alveolen ab; die Alveolen selbst werden lufthaltig, und es entsteht nach einiger Zeit auch der negative Druck im Pleuraraum.

c) **Die Ernährung.**

Alles Nahrungsmaterial, das der Embryo zu seinem Stoffwechsel und Wachstum nötig hat, bezieht er aus dem mütterlichen Organismus. Auch hinsichtlich der Ernährung sind zwei Perioden zu unterscheiden, von denen die eine mit der Periode des Dotterkreislaufs, die andere mit der Periode des Placentarkreislaufs zusammenfällt. Im ersteren Falle nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in das Blut auf aus dem Dottersack. In den Dottersack selbst gelangt das Nahrungsmaterial in der Weise, daß es aus den Gefäßen der Uterusschleimhaut durch diese Schleimhaut und die Eihüllen transsudiert. Während des Placentarkreislaufs dagegen nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in der Placenta aus dem mütterlichen Blut auf. Die Nahrungsstoffe transsudieren aus den mütterlichen Placentargefäßen in die embryonalen Placentargefäße.

Da der Dottersack nach Herstellung des Placentarkreislaufes für die Ernährung keine Bedeutung mehr hat, so nimmt er an Größe allmählich ab und verschwindet bis auf einen kleinen Rest, das Nabelbläschen.

d) Die Sekretionen.

1. Das Meconium.

Das Meconium ist eine dunkelbraungrüne Masse von pechartiger Konsistenz, welche in dem Darmkanal des Embryo sich findet und bald nach der Geburt entleert wird.

Es enthält etwa 20 % Trockensubstanz, darunter Mucin, Gallensäuren, Gallenfarbstoffe (Bilirubin und Biliverdin, aber kein Hydrobilirubin), Cholesterin, Fette, Seifen. Solche Substanzen, die im Kot des Erwachsenen vorkommend auf eine Darmfäulnis hinweisen, fehlen im Meconium.

Das Meconium ist anzusehen als das eingedickte Sekret der Drüsen des Darmkanals, und seine Zusammensetzung weist darauf hin, daß an dieser Sekretion hauptsächlich die Leber beteiligt ist.

Die Leber tritt frühzeitig auf als paarige Ausstülpungen der Darmwand in Form der primitiven Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. Schon im 3. Monat beginnt die Lebersekretion.

2. Die Bildung des Fruchtwassers.

Das Fruchtwasser oder der Liquor amnii ist die Flüssigkeit, die in der Amnionblase sich befindet und den Embryo umgibt.

Es reagiert schwach alkalisch oder neutral. Es enthält 1,5 % Trockensubstanz, nämlich etwas Eiweiß, Salze, Harnstoff, Allantoin und Kreatinin.

Das Fruchtwasser wird nicht nur vom Embryo gebildet, sondern auch vom mütterlichen Organismus. Der Beweis, daß das Fruchtwasser zum Teil dem mütterlichen Organismus entstammt, ist erbracht durch die Beobachtung, daß indigschwefelsaures Natrium, intravenös dem mütterlichen Organismus injiziert, in das Fruchtwasser übergeht, ohne im Embryo selbst gefunden zu werden. Doch ist das Fruchtwasser zum Teil auch ein Ausscheidungsprodukt des Embryo, und zwar teils Harn, der in die Amnionhöhle entleert wird, teils Transsudat aus embryonalen Blutgefäßen.

Bei der Entwicklung der Organe für die **Harnsekretion** entstehen zuerst die Urnieren oder die Wolfschen Körper, das sind zwei beiderseits neben der Wirbelsäule gelegene langgestreckte drüsige Organe mit knäuelförmig gewundenen Harnkanälchen, die an ihrem blinden Ende einen Gefäßknäuel tragen, an ihrem freien Ende aber einmünden in einen gemeinsamen Gang, den Wolfschen Gang. Dieser mündet in die Kloake, deren vorderer Teil durch die Anlage des Perineum zur Harnröhre wird. Später entstehen die bleibenden Nieren beiderseits durch Einstülpungen vom hinteren Ende des Wolfschen Ganges aus. Diese Einstülpungen verästeln sich. Die Verästelungen werden zu den Harnkanälchen der Niere, und an ihren blinden Enden legen sich die Gefäßknäuel an. Der Wolfsche Gang obliteriert beim Weibe, beim Manne wird er zum Samenleiter.

3. **Die Sekretion von Hauttalg** erfolgt vom 5. Monat an. Der ausgeschiedene Hauttalg bildet auf der Haut eine fettige Schicht, welche Vernix caseosa genannt wird.

Die Entfernung der Stoffwechselendprodukte aus dem embryonalen Körper geschieht übrigens wohl nicht nur durch Drüsen (Leber und Niere), sondern sie kann auch erfolgen durch den Stoffaustausch des embryonalen Blutes mit dem mütterlichen Blut in der Placenta.

e) **Der Gesamtstoffwechsel.**

Die Gesamtstoffwechselgröße ist beim Embryo sehr gering, weil das Bedürfnis einer großen Wärmeproduktion nicht vorliegt, denn die Wärmeabgabe des Embryo ist verschwindend klein. Auch Muskelbewegungen, welche die Stoffwechselgröße steigern könnten, kommen beim Embryo nur in geringem Maße vor. Das zugeführte Nahrungsmaterial dient daher hauptsächlich zum Wachstum der Frucht.

§ 2. Umsatz und Auslösung der Energie beim Embryo.

a) **Muskelbewegungen.**

Die erste Anlage der Skelettmuskeln findet sich im 2. Monat der Schwangerschaft.

Muskelbewegungen treten beim Embryo, wenn wir absehen von der Bewegung des Herzens, zuerst auf im 4. Monat der Schwangerschaft. Sie bestehen in stoßenden Bewegungen der Glieder gegen die Uteruswand. Die Kindsbewegungen scheinen reflektorisch zu stande zu kommen; sie werden stärker, wenn man die Frucht durch die Bauchwand der Schwangeren hindurch stößt oder drückt.

Am Ende der Schwangerschaft treten auch zuweilen schwache rhythmische Atembewegungen auf, ferner kommen Saug- und Schluckbewegungen vor, was daran zu erkennen ist, daß sich verschlucktes Fruchtwasser im Fötus findet.

b) **Entwicklung der Funktionen des Nervensystems.**

Anhaltspunkte zur Beurteilung der Entwicklung der Funktionen des Nervensystems liefern die Untersuchungen über die Markscheidenentwicklung. Die Nervenfasern besitzen nicht gleich im Beginn ihrer Entstehung ihr Nervenmark, sondern erhalten dieses später, und zwar funktionell verschiedene Nervenfaserstränge zu verschiedenen

Zeiten. Die Markscheidenentwicklung läßt sich leicht untersuchen, weil die marklosen Faserstränge grau, die markhaltigen weiß aussehen. Es ist anzunehmen, daß die Funktion der Nervenfaserstränge erst dann vollständig ausgebildet ist, wenn die Markscheiden sich entwickelt haben.

Im Rückenmark entwickelt sich zuerst das Mark in den Nerven der hinteren und vorderen Wurzeln, d. h. den Fasern, welche die direkten Reflexbahnen bilden. Danach erhalten ihr Mark die Vorder- und Seitenstranggrundbündel und die Burdachschen Stränge, d. s. Bündel, welche hauptsächlich Fasern für die indirekten Reflexbahnen enthalten. Sodann entwickelt sich das Mark der langen sensiblen Bahnen, die zum Gehirn führen und zuletzt erst das Mark der langen motorischen Bahnen, die aus dem Gehirn führen. Aus dieser Reihenfolge der Markscheidenentwicklung ergibt sich, daß im Rückenmark zunächst die einfachsten Reflexe auftreten, daß dann die komplizierten ausgebreiteteren Reflexe folgen, und daß erst danach die Bahnen sich entwickeln, welche das Zustandekommen der Sinnesempfindungen und der willkürlichen Bewegungen ermöglichen.

Auch im Stabkranz des Großhirns entwickeln sich zuerst die zentripetalen Nerven für die Sinnessphären, danach erst die entsprechenden zentrifugalen, so daß also die Bedingungen zum Entstehen von Sinnesempfindungen früher gegeben sind, als die Bedingungen zum Entstehen von willkürlichen Bewegungen. Die Fasern für die Sinnessphären entwickeln sich übrigens zum Teil erst nach der Geburt (siehe S. 267).

Im verlängerten Mark dagegen kommen frühzeitig Zellengruppen vor, deren Achsenzylinderfortsätze in Fasern der Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks übergehen (also zentrifugale Fasern); diese Fasern lassen ihre Markscheiden schon zu einer Zeit erkennen, wo die sensiblen Wurzeln des verlängerten Marks noch kein Nervenmark besitzen. Diese Zellen und Fasern sind also schon fertig ausgebildet und funktionsfähig zu einer Zeit, wo die hinteren Wurzeln noch embryonal erscheinen. Das weist darauf hin, daß diese Zentren automatisch und nicht reflektorisch tätig sind. Die sensiblen Nerven wirken nach ihrer Ausbildung auslösend, eventuell regulierend auf diese Zentren ein, welche schon vorher existierten und funktionsfähig waren. Es ist hier zu erinnern an die Tatsache, daß im verlängerten Mark die für die Erhaltung der vegetativen Funktionen wichtigen, automatisch tätigen Nervenzentren liegen.

Ueber die physiologische Entwicklung der Sinnesorgane im

Embryo ist wenig zu sagen. Für das embryonale Leben können überhaupt wohl nur der Tastsinn und der Schmerzsinn in Betracht kommen. Diese vermitteln offenbar die reflektorisch entstehenden Kindsbewegungen.

§ 3. Die Geschlechtsdifferenzierung.

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich, indem an der ventralen Seite der Urniere die Keimdrüse und ein besonderer Gang, der Müllersche Gang, entsteht, der ungefähr parallel dem Wolfschen Gang verläuft und auch in die Kloake ausmündet. Beim Manne wird die Keimdrüse zum Hoden, die Urniere zum Nebenhoden und der Wolfsche Gang zum Samenleiter, der Müllersche Gang dagegen obliteriert bis auf ein ganz kleines Rudiment, den Utriculus masculinus. Beim Weibe wird die Keimdrüse zum Eierstock, der Müllersche Gang zur Tube, die Einmündung der Müllerschen Gänge in die Kloake erweitert sich zum Uterus; der Wolfsche Gang verschwindet. Ueber die Ursache dieser Geschlechtsdifferenzierung ist nichts bekannt.

Kapitel XXIX. Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett.

Die **Schwangerschaft** geht einher mit folgenden Veränderungen im mütterlichen Organismus. Der Uterus zeigt eine Zunahme der Zahl und Größe seiner Muskelfasern. Dadurch kommt eine gewaltige Massenzunahme des ganzen Uterus zu stande. Während der jungfräuliche Uterus eine Länge von 7 cm, eine Breite von 3,2 cm und ein Gewicht von 30 g hat, ist der Uterus am Ende der Schwangerschaft 37 cm lang, 26 cm breit und wiegt ungefähr 1 kg. Das intermuskuläre Bindegewebe lockert sich und vermehrt sich auch, ebenso vermehren sich Blutgefäße, Nerven und Lymphgefäße. Die Uterusschleimhaut nimmt an Dicke zu, überwuchert das Ei und wird zur äußeren Eihaut, der Decidua. Der der Uteruswand anliegende Teil der Decidua heißt Decidua vera, der das Ei überwuchernde Teil ist die Decidua reflexa. Das placentare Stück der Decidua vera wird Decidua basalis genannt. Mit zunehmender Größe wölbt sich der Uterus in das große Becken vor, drängt die Baucheingeweide zur

Seite und das Zwerchfell in die Höhe. Die Ovulation und die Menstruation bleiben während der Schwangerschaft aus.

Die Brüste schwellen schon in den ersten Monaten der Schwangerschaft an; das Drüsengewebe bildet sich stärker aus; die Warzen und der Warzenhof färben sich dunkler, die Milchdrüsen entleeren spontan oder auf Druck hin eine helle wässerige Flüssigkeit.

Die Schwangerschaft ist, vom Tage der letzten Menstruation an gerechnet, nach etwa 270—280 Tagen beendigt.

Die **Geburt**, d. i. die Ausstoßung der reifen Frucht am Ende der Schwangerschaft, erfolgt dadurch, daß die Muskeln des Uterus Kontraktionen ausführen und so auf seinen Inhalt einen Druck ausüben. Die Drucksteigerung im Uterus bei den Kontraktionen kann bis zu 100 mm Quecksilbersäule betragen. Durch die Kontraktionen wird die Frucht gegen den Cervikalkanal gedrückt. Dieser erweitert sich und verstreicht, so daß die Gebärmutterhöhle und Scheide zusammen schließlich einen weiten Schlauch bilden. Die Eihäute, die von der Uterusschleimhaut gebildete Decidua reflexa, das Chorion und das Amnion, zerreißen, das Fruchtwasser fließt ab. Durch weitere Kontraktionen des Uterus wird das Kind durch das Becken und die Scheide hindurchgetrieben und, meist mit dem Kopfe voran, ausgestoßen. Begünstigt wird das Austreiben des Kindes durch Mitbeteiligung der Bauchpresse. Bald nach der Geburt des Kindes wird durch weitere Kontraktionen der Uteruswand auch die Placenta abgelöst und unter mäßiger Blutung samt den Eihäuten ausgestoßen (Nachgeburt).

Die Innervation des Uterus erfolgt durch Nerven, die aus dem untersten Teil des Brustmarks und dem Lendenmark austreten. Ein Teil davon verläuft zunächst in sympathischen Bahnen und gelangt von da zur Uterusmuskulatur. Ein anderer Teil der Nerven geht direkt mit den Sakralnerven zum Uterus. Das Zentrum für die Uteruskontraktionen liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch erregt durch Reize, die ihm von zentripetalen Uterusnerven zugeleitet werden. Diese zentripetalen Nerven werden gereizt durch die Spannung, in welche die wachsende Frucht die Uteruswand versetzt. Bei Hunden, deren Lendenmark von dem übrigen Zentralnervensystem isoliert wurde, ist noch ein normaler Verlauf des Geburtsaktes beobachtet worden.

Die Dauer des ganzen Geburtsaktes ist verschieden. Bei Erstgebärenden kann sie bis zu 20, bei Mehrgebärenden bis zu 15 Stunden betragen. Während des Geburtsaktes nehmen die Uteruskontraktionen

allmählich an Intensität, Dauer und Häufigkeit zu bis zur Austreibung des Kindes. Die Kontraktionen sind mit Schmerzen verbunden und werden deshalb Wehen genannt. Bei jeder Wehe zeigt sich eine mäßige Steigerung der Temperatur und Pulsfrequenz, sowie der Schweißsekretion.

Wochenbett. Nach der Geburt bildet sich der Uterus zurück und nimmt seine normale Gestalt wieder an, indem die Muskelzellen kleiner werden. Die Innenfläche des Uterus erhält eine neue Epitheldecke, etwa nach 3 Wochen ist die Regeneration der Schleimhaut beendigt. Solange die Schleimhaut noch nicht regeneriert ist, verhält sie sich wie eine Wundfläche und scheidet Wundsekret ab. Dieses Sekret, das nach außen ausfließt, bildet den Wochenfluß oder die Lochien. Die Lochien sind in den ersten Tagen blutig, vom 5. Tage an serös, später werden sie weißlichgrau.

Die Brüste schwellen am 2.—3. Tage nach der Geburt stark an. Es beginnt die

Milchsekretion:

Die Milch ist eine weiße, undurchsichtige Flüssigkeit von amphoterer Reaktion, schwach süßem Geschmack und 1,028—1,034 spez. Gewicht. Sie stellt eine Fettemulsion dar, in der das Fett in feinste, mit Kaseïnhüllen umgebene Tröpfchen von 1,5—5 μ Durchmesser verteilt ist. Durch die Reflexion des Lichtes an den Fettkügelchen ist die weiße Farbe und die Undurchsichtigkeit der Milch bedingt.

Die Milch enthält 13% Trockensubstanz. Der Gehalt an Trockensubstanz ist bei jungen Frauen größer als bei älteren. Die Trockensubstanzen sind:

a) Eiweißstoffe (2%),
hauptsächlich das Paranucleoproteïd Kaseïn (siehe S. 26), das bei der Labgerinnung umgewandelt wird in Parakaseïn, einen Eiweißkörper, der sich mit Kalksalzen zu unlöslichen Doppelsalzen verbindet (Käse).

Neben Kaseïn kommen in der Milch in geringeren Mengen noch zwei durch Hitze koagulierbare Eiweißkörper vor: Laktalbumin und Laktoglobulin.

b) Kohlehydrate (6%) und zwar Milchzucker (siehe S. 15). Beim Stehen der Milch an der Luft geht der Milchzucker unter dem Einfluß des Bacterium lactis die Milchsäuregärung ein. Die dabei gebildete Milchsäure bewirkt Fällung des Kaseïns (saure Gerinnung).

c) Fette (4%), in feinster Emulsion verteilt. Es kommen außer den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure auch noch solche der niederen Fettsäuren (Buttersäure, Kapron-, Kaprylsäure) vor. Beim Stehen der Milch steigen die spezifisch leichten Fettkügelchen nach oben und bilden hier die Rahmschicht.

d) Cholesterin, Lecithin und ein gelber Farbstoff in geringen Mengen.

Außerdem enthält die Milch Zitronensäure in merklichen Mengen, die ebenfalls ein Produkt der Drüsenzelltätigkeit ist.

e) Salze (0,5 %), vor allem Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, wenig Chlornatrium, sehr wenig Magnesiumsulfat, und Eisen in Spuren. Das Calciumphosphat kommt teils als saures Salz gelöst, teils als neutrales Salz ungelöst suspendiert in der Milch vor.

Ferner enthält die Milch Gase, hauptsächlich Kohlensäure, weniger Stickstoff und Sauerstoff.

In den ersten Tagen nach der Geburt wird das Kolostrum entleert, d. i. ein kaseïnarmes Sekret, das die sogenannten Kolostrumkörperchen, kernhaltige Zellrudimente mit vielen Fetttröpfchen, enthält.

Die Milchsekretion erfolgt nur während der Zeit des Säugens, deren Dauer etwa 10 Monate beträgt.

Die Milchdrüse besteht aus 15—20 einzelnen Drüsenlappen, von denen jeder einen auf die Brustwarze mündenden Ausführungsgang hat, der kurz vor seiner Mündung sich sackförmig erweitert.

Die Ausführungsgänge haben eine Wand von Zylinderepithel. Die eigentlichen Milchdrüsenzellen bilden eine einfache Lage von Epithelzellen, deren Höhe sehr wechselt; sie sind niedrig, wenn der Drüsengang mit Sekret gefüllt ist, kubisch oder zylindrisch bei leerem Drüsengang; in letzterem Falle enthalten sie zahlreiche Fetttropfen. Die Drüsenzellen brauchen bei der Sekretion nicht zu Grunde zu gehen, sie bilden also nur das Sekret und sondern es ab.

Ueber den Einfluß des Nervensystems, sowie der Art der Nahrung auf die Milchsekretion sind die Angaben noch widersprechend.

Kaseïn und Milchzucker werden erst in der Milchdrüse gebildet, denn sie kommen im Blute nicht vor.

Häufige Entleerung der Milch aus der Drüse durch Anlegen des Säuglings oder durch Melken steigert die Milchsekretion.

Kapitel XXX. Die Entwicklung des Körpers nach der Geburt.

§ 1. Das Säuglingsalter.

Das Säuglingsalter ist die Zeit, in der der Körper sich nur von flüssiger Nahrung und zwar von Milch ernährt. Da die Bildung der ersten Zähne den Beginn der Zeit kennzeichnet, in der auch feste Speisen aufgenommen werden können, so ist das Säuglingsalter demnach zu rechnen von der Geburt bis zum Beginn der ersten Dentition.

a) **Der Kreislauf und die Atmung.**

Gleich nach der Geburt hört die Zirkulation in den Nabelschnurgefäßen auf.

Die Nabelschnur schrumpft. Schneidet man sie alsdann an, so tritt in der Regel keine Blutung auf. Um jedoch eine mögliche Nachblutung aus der Nabelschnur zu verhindern, pflegt man sie zu unterbinden und dann jenseits der unterbundenen Stelle durchzuschneiden. Tiere beißen die Nabelschnur durch. Der am Kinde bleibende Rest der Nabelschnur trocknet ein und fällt nach einigen Tagen ab. Der Nabel selbst vernarbt nach etwa 14 Tagen.

Gleich nach der Geburt erfolgt der erste Atemzug. Dabei füllen sich die Alveolen der Lungen mit Luft und ihre Epithelien werden abgeplattet. Zugleich strömt das Blut in reichlicherem Maße durch die Lungengefäße. Der Ductus arteriosus Botalli obliteriert allmählich, und auch die Scheidewand zwischen beiden Vorhöfen stellt sich vollständig her. Ferner obliterieren die im Körper liegenden Teile der Nabelarterien und -venen zu bindegewebigen Strängen.

Die Pulsfrequenz beträgt in den ersten Wochen 120—140 Schläge in der Minute, im 2. Jahre 110. Die Zahl der Atemzüge beträgt bei Neugeborenen 44 in der Minute, später bis zum 3. Jahre 35—40.

b) **Die Ernährung und das Wachstum.**

Die normale Nahrung für den Säugling ist die Muttermilch. Jeder Ersatz für die Muttermilch (z. B. Kuhmilch oder künstliche Präparate) ist nur als Notbehelf anzusehen und wird sehr häufig vom Säugling schlecht vertragen. Das durchschnittliche Quantum Milch, welches der Säugling zu sich nimmt, ist folgendes: am 1. Tag 20 g, am 2. Tag 100 g, am 3. Tag 200 g, am 4. Tag 250 g, nach 1 Monat 600, nach 2 Monaten 700, nach 4 Monaten 800, nach 9 Monaten 900 g täglich.

Die Länge des Kindes beträgt bei der Geburt etwa 50 cm. Der Säugling wächst im 1. Monat um 4, im 2. Monat um 3, im 3. Monat um 2 und in den folgenden Monaten um 1—1,5 cm. Die gesamte Zunahme beträgt etwa 20 cm im 1. Jahre, 9 cm im 2., 7 cm im 3. Das Gewicht des Neugeborenen ist bei der Geburt etwa 3 kg. In den ersten Tagen nach der Geburt verliert das Kind etwa 100 bis 300 g an Gewicht. Dann steigt das Gewicht wieder und ist nach etwa 10 Tagen wieder gleich dem bei der Geburt. Während der 5 ersten Monate nimmt das normal ernährte Kind täglich im Durchschnitt 20—30 g zu; während der 7 folgenden täglich 10—15 g. Nach einem Jahre wiegt das Kind etwa 9 kg.

In den ersten Tagen nach der Geburt entleert das Kind durch den After das Meconium. Später sind Stuhlentleerungen des Säuglings bei normaler Verdauung gelblich und ziemlich gebunden. Der erste Harn ist meist noch sehr wenig konzentriert.

c) **Das Nervensystem und die Sinne.**

Ueber die physiologische Entwicklung des Nervensystems beim Säugling ist folgendes zu sagen. Angeboren sind gewisse Reflexe und auch koordinierte Bewegungsvorgänge, und zwar diejenigen, die für die Erhaltung des Lebens von Bedeutung sind (Atembewegungen, Saug- und Schluckakt). Das Saugen erfolgt beim Säugling reflektorisch, wenn ein Gegenstand seine Lippen berührt. Diejenigen koordinierten Bewegungen, die dem Stehen und Gehen dienen, finden sich beim menschlichen Säugling nicht gleich nach der Geburt, sondern werden erst erlernt am Ende des 1. oder im 2. Lebensjahre, die koordinierten Bewegungen für die Sprachbildung ebenfalls zu dieser Zeit oder noch später. Die Reflexerregbarkeit ist im Säuglingsalter größer als beim Erwachsenen. Reflexkrämpfe kommen z. B. nach verhältnismäßig geringen sensiblen Reizen vor (Zahnkrämpfe, Wurmkrämpfe).

Die Leitungsbahnen für die Sinnessphären des Großhirns sind zur Zeit der Geburt noch nicht alle markhaltig. Die Bahnen für die Sehsphäre entwickeln ihr Mark erst zur Zeit der Geburt, die Bahnen für die Hörsphäre erst nach der Geburt. Die Assoziationsfasern entwickeln sich erst vom 3. Monat nach der Geburt ab.

Was die Entwicklung der Sinne anlangt, so liegen folgende Angaben über die des Gesichtssinnes vor: Etwa in der 5. Woche treten Fixation, assoziierte Augenbewegungen, Lidschlußreflexe durch Belichtung der Macula lutea und accommodative Pupillenreaktion auf; dagegen erfolgt erst im 5. Monat die Entwicklung der Orientierung im Gesichtsfeld, der Blickbewegungen und des Lidschlußreflexes auch von der Peripherie der Retina her. Bis zum 5. Monate werden die exzentrischen Gesichtseindrücke nicht verwertet. Das Kind benimmt sich so, als ob sein Gesichtsfeld hochgradig eingeengt wäre. Ein fixiertes Objekt wird von der 5. Woche ab schon mit Augenbewegungen verfolgt, während exzentrisch bewegte Objekte in der ersten Zeit keine Augenbewegungen zur Fixation auslösen. Der Säugling sieht im Anfang die Gegenstände noch nicht körperlich und es fehlt ihm ein Urteil über die Größe und Entfernung der Objekte. Das Kind greift nach entfernten Gegenständen. Ferner wird angegeben, daß der Farbensinn nicht von Geburt an schon vorhanden

sei. Die Farbenempfindung soll sich erst vom 16. Lebensmonate an entwickeln und die vollendete Farbenempfindung sogar erst im 5. oder 6. Lebensjahre vorhanden sein.

Die übrigen Sinne sind von Geburt an schon in Funktion, doch wird angegeben, daß der Gehörssinn zuerst noch unvollkommen entwickelt sei; dem entspricht auch die mangelhafte Entwicklung der Bahnen für die Hörsphäre beim Neugeborenen.

Der Uebergang des Säuglingsalters in das Kindesalter ist gekennzeichnet durch die erste Dentition.

Die ersten Zähne, die sogenannten Milchzähne, entwickeln sich in folgender Reihenfolge: Es entstehen zwischen dem

7. und 8. Monat: die beiden mittleren unteren Schneidezähne,
8. „ 10. „ die 4 oberen Schneidezähne,
12. „ 14. „ die 4 kleinen inneren Backzähne und die beiden unteren äußeren Schneidezähne,
18. „ 20. „ die 4 Augen- oder Eckzähne,
24. „ 34. „ die 4 kleinen äußeren Backzähne.

Zwischen 4½ und 5 Jahren erscheinen die 4 ersten großen bleibenden Backzähne.

§ 2. Das Kindesalter.

Das Kindesalter ist zu rechnen von der ersten Dentition bis zur Pubertät. In ihm sind die physiologischen Funktionen nicht wesentlich verschieden von denen des Erwachsenen, nur ist der Gesamtstoffwechsel relativ größer als beim Erwachsenen, aus Gründen, die schon früher erörtert wurden (siehe S. 136), und es fehlen die Geschlechtsfunktionen. In das Kindesalter fällt übrigens die 2. Dentition. Sie beginnt im 7. Jahre und reicht im wesentlichen bis zum 15. Es werden die ersten Zähne dabei in verschiedener Reihenfolge durch neue ersetzt, und zugleich kommen 4 neue große Backzähne hinzu. Zwischen dem 18. und 25. Jahre, zuweilen sogar noch später, erscheinen dann schließlich die letzten großen Backzähne oder Weisheitszähne.

Die Körperlänge nimmt bis zum 22. Lebensjahre zu, und erreicht beim Manne durchschnittlich 1,7 m, beim Weibe 1,6 m.

Das Körpergewicht nimmt bis zum 40. Lebensjahre zu und erreicht beim Manne durchschnittlich 70 kg, beim Weibe 60 kg.

§ 3. Die Pubertät.

Die Pubertät ist die Zeit der Geschlechtsreifung, sie fällt in das 14.—17. Lebensjahr.

Die Pubertät ist durch bestimmte Veränderungen im Körper gekennzeichnet. Beim Manne beginnt die Samenbildung, es wachsen die Scham- und Barthaare; der Kehlkopf entwickelt sich stärker, der Stimmwechsel tritt ein. Es erwacht der Geschlechtstrieb. Der männliche Charakter tritt entschieden hervor. Bei kastrierten Knaben fallen diese Erscheinungen aus (siehe S. 121).

Beim Weibe, bei dem die Pubertät etwas früher beginnt als beim Manne, tritt die Ovulation und Menstruation auf; die Schamhaare wachsen und die Brustdrüsen entwickeln sich. Auch hier wirkt Kastration entwicklungshemmend (siehe S. 121).

§ 4. Das Greisenalter, die Rückentwicklung und der physiologische Tod.

Das Alter der höchsten Reife umfaßt beim Menschen das 25. bis 45. Lebensjahr. Von da ab beginnt die Rückentwicklung. Das Körpergewicht und die Körpergröße gehen wieder etwas zurück. Die Stoffwechselgröße nimmt ebenfalls ab. Die Funktionen der Organe lassen nach. Es entsteht im höchsten Alter eine große Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens, und diese führt schließlich zum physiologischen Tod oder zum Tod an Altersschwäche. Beim Weibe beginnt die Rückentwicklung mit dem Klimakterium, welches sich durch Aufhören der Ovulation und Menstruation kennzeichnet.

Sachregister.

A.

Abducens 200.
Abwehrbewegungen 185.
Accelerans cordis 46. 190.
Accessorius 201.
Accommodation des Auges 209.
Aceton, Acetessigsäure 30.
Achsenzylinderfortsatz 170.
Acidalbumin 23.
Acusticus 201. 236.
Adäquater Reiz 204.
Adamkiewicz' Reaktion 22.
Adaptation 220.
Adenin 34.
Adrenalin 120.
Aetherschwefelsäuren 112.
Akroleïn 17.
Aktionsstrom 152. 172.
Alanin 19.
Albumin 22.
Albuminoide 27. 70.
Albumose 27. 97.
Aldohexose 13.
Alkalialbuminate 23.
Alkaloidreagentien 21.
Alkohol 14. 76. 133.
Allantoin 34.
Allantois 256.
Aminosäuren 19. 97.
Ammoniak 30. 111.
Amnion 254.
Amöboide Bewegung 53. 157.
Amphiarthrosen 159.
Ampullen 247.
Anelektrotonus 174.
Antagonisten 162.
Apnoë 67. 258.
Area vasculosa 256.
Arginin 19. 32.
Aromatische Oxysäuren 112.
Arthrodie 160.
Asche 12.
Asparaginsäure 19.
Asphyxie 67.
Assimilation 1. 104.
Assoziation 189. 198.
Astigmatismus 213.
Ataxie 193.
Atelektase 258.
Atemgröße 65.
Atemzentrum 66. 190.
Atmung 58. 62.
Augenachse 208.
Augenbewegungen 194. 224.
Augenlider 229.
Augenmaß 224.
Augenspiegel 214.
Ausnützung der Nahrungsstoffe 103.
Automatie 37. 177.
Autonome Nerven 202.

B.

Bauchpresse 95.
Befruchtung 7. 253.
Beißen 90. 191.
Benzoësäure 35.
Bewegungsempfindung 247.
Bilirubin, Biliverdin 87.
Binokulares Sehen 227.
Biostition 4.
Biuret, Biuretreaktion 21. 30.
Blasse Muskeln 149.
Blickfeld 225. 228.
Blickpunkt 224. 228.
Blinder Fleck 217.
Blinzeln 192. 230.
Blutdruck 41.
Bluterkrankheit 55.
Blutfarbstoff 23. 52.
Blutgase 58.
Blutgefäßdrüsen 119.
Blutgerinnung 51. 54.
Blutkörperchen 51.
Blutkreislauf 35.
Blutplättchen 53.
Blutplasma 51. 54.
Blutserum 51. 54.
Böttgers Probe 14.
Bogengänge 193. 201. 247.
Brechkraft 206.
Brot 73. 75.
Brunnersche Drüsen 85.
Bruststimme 169.
Burdachscher Strang 180. 182.
Butter 74.

C.

Calciumphosphat 12.
Carnivoren 75.
Cellulose 15. 74.
Chiasma 200.
Cholalsäure 86.
Cholesterin 17. 110.
Cholin 17. 120.

Chondrin, Chondroitin 29.
Chorda tympani 49. 80. 201.
Chorioidea 214.
Chorion 254.
Chromatische Aberration 213.
Chromophane 18.
Chylus 56. 106.
Chymus 94.
Ciliarmuskel 211.
Coffeïn 35.
Corpus luteum 121. 253.
Cortisches Organ 235.
Cristae acusticae 247.
Curare 153. 179.
Cystin 19. 112.

D.

Darmbewegungen 94. 191.
Darmfäulnis 102.
Darmsaft 85. 96.
Darwins Theorie 7.
Decidua 262.
Depressor 49.
Deuteranopie 222.
Dextrin 15. 96.
Dextrose 14. 96.
Diabetes 109. 112. 121. 192.
Diaminosäuren 19.
Diastatische Fermente 78. 83. 85. 96.
Diastole 37.
Differenzton 238.
Dikrotismus 43.
Dioptrie 207.
Dipeptide 20.
Direktes Sehen 224.
Disaccharose 15.
Dissimilation 1.
Dissonanz 238.
Dotterkreislauf 256.
Dottersack 254.
Ductus Arantii 257.
Ductus Botalli 257.
Durst 249.
Dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe 130.
Dyslysin 87. 103.
Dyspnoë 67.

E.

Ei 73. 252. 254.
Einfachsehen 228.
Eiweißstoffe 18. 70. 97. 106. 130.
Ejakulation 251.
Ektoblast 254.
Elastin 29.
Elektrokardiogramm 37.
Elektrotonus 174. 176.
Embryo 254.
Empfindungskreis 247.
Energieumsatz 1. 2. 138.
Endolymphe 236. 248.
Enterokinase 85.
Entoblast 254.
Entoptische Erscheinungen 213.
Enzyme 29.
Erbrechen 94. 191.
Erektion 49. 251.
Erepsin 85. 100.
Erholung 4. 156.
Ermüdung 4. 149. 156.
Erregbarkeit 3. 155. 173.
Eupnoë 67.

F.

Facialis 201.
Fäces 102.
Farbenblindheit 222.
Farbenempfindung 220.
Fellinsäure 87.
Fermente 29.
Fernpunkt 211.
Ferratin 88.
Fettbildung 133.
Fette 16. 71. 101. 107. 131. 133.
Fettmast 133.
Fettspaltendes Ferment 84. 101.
Fibrin, Fibrinogen 51. 54.
Fieber 144.
Fistelstimme 169.
Fixieren 224.
Fleisch 73.
Fleischmast 133.
Fleischmilchsäure 30.
Flimmerbewegung 157.
Fötaler Kreislauf 256.
Formanten 169.
Fovea centralis 223.
Fruchtwasser 259.
Fructivoren 75.
Fundus 81. 93.
Fusionsbewegungen 228.

G.

Gärung 14.
Galaktose 14.
Galle 86. 101.
Gallenfarbstoffe 87.
Gallensäuren 86. 101.
Ganglienzelle 170. 177.
Gase des Blutes 58.
Geburt 263.
Gefäßnerven 47. 190.
Gefäßschattenfigur 216.
Gehen 165.
Gehirn 187.

Gehirnnerven 200.
Gehörgang 231.
Gehörknöchelchen 232.
Gelenke 159.
Gelenksensibilität 248.
Genußmittel 76. 133.
Geräusche 239.
Geruch 239.
Geschmack 241.
Gesichtsfeld 224.
Gesichtslinie 224.
Gesichtswinkel 223.
Gewebeatmung 61.
Gewürze 76.
Glaskörper 208. 230.
Glatte Muskeln 144. 155.
Globin 24.
Globulicide Wirkung des Serums 52. 55.
Globuline 22.
Glomeruli 113. 116.
Glossopharyngeus 80. 201. 241.
Glutaminsäure 19.
Glutin 28.
Glycerin 16.
Glykocholsäure 86.
Glykogen 15. 16. 88. 108.
Glykokoll 19. 87.
Glykoproteïde 25.
Glykosamin 25.
Glykose 14.
Glykoside 14.
Glykosurie 112.
Glykuronsäure 112.
Glyzin 19.
Glyzylglyzin 20.
Gmelins Probe 87.
Gollscher Strang 180. 181. 187.
Gowersscher Strang 180.
Großhirnrinde 195.
Guanidin 32.
Guanin 34.
Günzburgs Reagenz 81. 98.
Gummi 15. 25.

H.

Hämatin 24. 87.
Hämatogen 26.
Hämatoidin 25.
Hämatoporphyrin 25.
Hämin 25.
Hämochromogen 25.
Hämoglobin 23. 52.
Halbseitenläsion 182.
Harnentleerung 117. 187.
Harnfarbstoff 112.
Harnsäure 33. 111.
Harnsekretion 111.
Harnstoff 30. 111.
Hauptpunkte 206.
Hautatmung 61.
Hautsinnesorgane 243.
Hauttalg 110. 260.
Hefe 14.
Henlesche Schleife 113. 117.
Hepatin 26. 88.
Herbivoren 75.
Herzmuskel 36. 155.
Herznerven 39. 46.
Herzstoß 41.
Herztöne 41.
Hexobiose 15.
Hexonbasen 19.
Hexose 13.
Hintere Wurzeln 181. 199.
Hippursäure 35. 111. 114.
Hirudin 54.
Histidin 19.
Histone 23.
Hoden 121. 251.
Hörsphäre 196.
Homoiotherme Tiere 141.
Hornhaut 208.
Horopter 229.
Humor aqueus 208.
Hunger 127. 249.
Husten 68.
Hydrobilirubin 87.
Hypermetropie 212.
Hypnose 199.
Hypoglossus 202.
Hypoxanthin 34.

I.

Identische Netzhautstellen 228.
Idiomuskuläre Kontraktion 154.
Ikterus 90.
Imidazolaminopropionsäure 19.
Indican 112.
Indirektes Sehen 224.
Indol 102.
Indolaminopropionsäure 19.
Indoxylschwefelsäure 112.
Inosinsäure 146.
Inosit 15.
Interkostalmuskeln 63.
Intraokularer Druck 231.
Inulin 109.
Invertase 85. 97.
Iris 213.
Irradiation 219.
Isodynamie 71. 139.
Isometrische Zuckung 148.
Isotonische Zuckung 147.

J.

Jecorin 18.
Jodothyrin 10. 119.

K.

Kälteempfindung 245.
Käse 74.
Kaliumphosphat 12.
Kalorie 139.
Kalorimeter 140.
Kaltblüter 141.
Kammerwasser 208. 230.
Kapillaren 42. 44.
Karbaminsäure 32.
Kardinalpunkte 208.
Kardiogramm 41.
Kaseïn 26. 74. 81. 100. 107.
Katalase 55.
Katelektrotonus 174.
Kauen 90. 191.
Kehlkopf 165.
Keilstränge 180.
Keimblase 254.
Keimdrüse 262.
Keratin 29.
Kern, Kernteilung 4. 6.
Ketohexose 13.
Klangfarbe 169. 238.
Klappen des Herzens 36. 39.
— der Venen 42.
Kleinhirn 189. 192.
Kleinhirnseitenstrang 180. 182. 189.
Kniephänomen 184.
Knotenpunkt 206. 209.
Koagulation 21.
Kochsalz 11. 70.
Körperfühlsphäre 196.
Kohlehydrate 13. 71. 96. 108. 131.
Kohlenoxydhämoglobin 24.
Kohlensäure 29.
— im Blute 59.
Kollagen 28.
Komplementärfarben 221.
Komplementärluft 65.
Konsonanten 170.
Konsonanz 238.
Kontraktionswelle 149.
Kontrast 219. 220. 223.
Konvergenz 206. 228.
Koordination 184. 192.
Kostmaß 72. 132.
Kot 102.
Kotentleerung 95. 187.
Krämpfe 185.
Kreatin 32. 146.
Kreatinin 32. 111.
Kresol 102.
Kresolschwefelsäure 112.
Kugelgelenk 160.
Kurzsichtigkeit 212.

L.

Lab 81. 100.
Labyrinth 234. 247.
Lähmung 4.
Lävulose 13.
Lageempfindung 247.
Laktase 85. 97.
Laktation 264.
Laktose 15. 97.
Lamina spiralis 235.
Laufen 165.
Lebenskraft 1.
Leber 88. 108. 120.
Lecithin 17.
Leim 28. 70. 131.
Leucin 19.
Leukocyten 53. 157.
Lider 192. 229.
Lieberkühnsche Drüsen 85.
Linse 208. 231.
Lipase 101.
Lipochrome 18.
Lipoïde 18.
Lungen 60. 64.
Luxuskonsumtion 130.
Lymphagoga 56.
Lymphe, Lymphdrüsen 55. 57.
Lymphocyten 53. 57.
Lysin 19.

M.

Macula lutea 216.
Maculae acusticae 247.
Magenbewegung 93. 191.
Magensekretion 81. 191.
Maltase 78. 83. 97.
Maltose, Malzzucker 15. 96. 97.
Markscheidenentwicklung 261.
Meconium 259.
Medulla oblongata 190.
Melanin 25.
Menstruation 253.
Mesoblast 254.
Methämoglobin 24.
Milch 73. 74. 264.
Milchgerinnung 100.
Milchsäure 30. 98. 146.
Milchzucker 15. 97. 264.
Millons Reagens 22.
Milz 57.
Mischfarben 221.
Mitbewegung, Mitempfindung 198.
Monosaccharose 13.

Motorische Nerven 177. 180.
Motorische Rindenfelder 196.
Mouches volantes 213.
Mucin, Mucoide 25.
Müllerscher Gang 262.
Mundverdauung 96.
Murexidprobe 34.
Muskelerregbarkeit 153.
Muskelkontraktion 145. 147.
Muskelkraft 151.
Muskelsensibilität 248.
Muskelstarre 156.
Muskelstoffwechsel 134. 146.
Muskelstrom 152.
Muskelton 150.
Myopie 212.
Myosin 145. 156.

N.

Nabelstrang 256.
Nachbild 219. 222.
Nahepunkt 211.
Nahrungsbedürfnis 71.
Nahrungsstoffe 69. 130.
Narkotika 173.
Natriumkarbonat 11. 59.
Nebennieren 120.
Negative Schwankung 153. 172.
Negativitätswelle 152.
Nervenendorgan 179.
Nervenfasern 171.
Nervenstrom 171.
Nervenzellen 177.
Netzhaut 216.
Neurin 18.
Neurokeratin 29.
Neuron 170.
Niere 112.
Niesen 68.
Nubecula 111.
Nucleïn, Nucleoproteïde 25.
Nucleïnsäuren 25.
Nystagmus 194.

O.

Oculomotorius 200.
Oesophagus 92.
Ohr 231.
Oleïnsäure 16.
Olfactorius 200. 240.
Ontogenese 7.
Ophthalmometer 208.
Opticus 200.
Optische Achse 208.
— Täuschungen 229.
Organempfindungen 249.
Ornithin 19.
Osazone 14.
Osmotischer Druck 11. 78. 115.
Otolithen 247.
Ovalgelenk 160.
Ovarien 121. 252.
Ovulation 252.
Oxalsäure 30.
Oxybuttersäure 30.
Oxydase 29.
Oxyhämoglobin 24. 52. 59.

P.

Palmitinsäure 16.
Pankreas 83. 110. 121. 191.
Paranucleïn 26.
Paukenhöhle 232.
Pentosen 13.
Pepsin 81. 97.
Peptide 20. 97.
Pepton 27. 97.
Perilymphe 236.
Perimeter 224.
Periskopie 212.
Peristaltik 94.
Phenol 102.
Phenolschwefelsäure 112.
Phloridzin 110.
Phosphorsäure 30. 112. 124.
Phylogenese 7.
Physiologische Kochsalzlösung 11.
Pigmente 18. 25.
Pilomotoren 203.
Piqûre 109. 192.
Placenta 256. 257.
Plasma des Blutes 54.
— des Muskels 145.
Pleura 64.
Poikilotherme Tiere 141.
Polypeptide 20.
Polysaccharose 15.
Presbyopie 212.
Pressorische Nerven 49.
Prolin 20.
Protagon 18.
Protamine 27.
Protanopie 222.
Proteïde 23.
Proteïne 22
Proteoide 27.
Proteosen 26. 97.
Protoplasma 4. 157.
Psychophysische Prozesse 179. 198.
Psychophysisches Gesetz 205.
Ptomaïne 20.
Ptyalin 78. 83. 85. 96.
Pubertät 269.
Puls 41. 42. 47.

Pupillenreaktion 194. 214.
Purinkörper 26. 33. 111.
Purkinje-Sansons Bilder 210.
Pylorus 81. 93.
Pyramidenbahnen 180. 188.
Pyrrolidinkarbonsäure 20.

R.

Raumschwelle 246.
Reaktion 179.
Reaktionszeit 198.
Reduziertes Auge 209.
Reflexe 178. 183.
Reflexhemmung 186.
Reflexzeit 185.
Refraktionsanomalien 212.
Reitbahnbewegung 194.
Reizbarkeit, Reize 3. 153. 173.
Reizschwelle 204.
Reserveluft 65.
Residualluft 65.
Resonanz 169. 238.
Resorption 104.
Respiration 62.
Respirationsluft 65.
Respiratorischer Quotient 61. 125.
— Stoffwechsel 123.
Retina 216.
Richtungskörper 253.
Riechsphäre 196.
Riechzellen 240.
Ringers Flüssigkeit 37.
Rippenbewegung 62.
Rohrzucker 15. 97.
Rollbewegungen 194.
Rote Muskeln 149.
Rückenmark 179. 199.
Rückenmarksnerven 199.

S.

Saccharose 15.
Sacculus 247.
Säugling 265.
Salze 11. 69. 133.
Salzsäure 13. 81. 97.
Samen 250.
Samenfäden 158. 250.
Sarkoplasma 144. 149.
Sarkosin 33.
Sattelgelenk 160.
Sauerstoff 59. 134.
Saugen 91. 191.
Scala tympani 234.
Scala vestibuli 234.
Schallempfindung 235. 237.
Scharniergelenk 160.
Scheiners Versuch 210.
Schilddrüse 119.
Schlaf 199.
Schleife 187.
Schleim, Schleimdrüsen 25. 79.
Schlingen, Schlucken 91. 191.
Schmerzempfindung 246.
Schnecke 234.
Schraubengelenk 160.
Schritt 165.
Schwangerschaft 262.
Schwebungen 238.
Schwefelsäure 30. 112. 124.
Schweißsekretion 118. 142. 191.
Schwerpunkt des Körpers 163.
Schwindel 194. 248.
Sehnensensibilität 248.
Sehpurpur 218.
Sehschärfe 223.
Sehsphäre 196.
Seife 17. 101. 107.
Sekretin 84.
Sekretionen 77.
Sekundäre Zuckung und Tetanus 153.
Sensible Nerven 177. 181.
Serin 19.
Serum 51. 54.
Simultaner Kontrast 219. 223.
Sinnessphären 196.
Skatol 102.
Skatoxylschwefelsäure 112.
Speichel 78. 191.
Spermatozoën 158. 250.
Spermin 250.
Spezifische Energie 204.
Sphärische Aberration 212.
Sphygmograph 43.
Spiralgelenk 161.
Spirometer 65.
Spitzenstoß 41.
Sprache 169.
Sprachzentrum 196. 198.
Stäbchen der Netzhaut 216. 222.
Stärke 15. 96.
Stapedius 233.
Steapsin 84. 101.
Stearinsäure 16.
Stehen 163.
Stereoskop 229.
Sterkobilin 87. 103.
Stickstoffgleichgewicht 124. 130.
Stimme, Stimmbänder 165.
Stoffwechsel 1. 9. 121.
Stoffwechselprodukte 29.
Stromuhr 44.
Strychnin 185. 186.
Successivkontrast 220.
Summation der Zuckungen 150.

Summationston 238.
Sympathicus 202.
Synchondrosen 158.
Synergeten 162.
Synovia 159.
Syntonin 23.
Systole 37.

T.

Tabes dorsalis 182.
Talbotscher Satz 219.
Tastempfindung 244.
Taurin 87.
Taurocholsäure 86.
Temperaturregulation 135. 141. 194.
Temperatursinn 245.
Tensor tympani 233.
Tetanus 150.
Thalamus opticus 192.
Theïn, Theobromin 35.
Thrombin 54.
Thymus 120.
Thyreoidea 119.
Tod 6. 269.
Tonhöhe 168. 237.
Tonus 47. 177.
Totenstarre 156.
Tränensekretion 191. 230.
Transfusion 50.
Traubenzucker 14. 96. 108.
Trigeminus 200.
Trochlearis 200.
Trommelfell 231.
Trommersche Probe 14.
Trypsin 83. 99.
Tryptophan 19.
Tuba Eustachii 234.
Tyrosin 19.

U.

Uebersichtigkeit 212.
Uniokulares Sehen 223.
Unterschiedsschwelle 205.
Uraminobenzoësäure 32.
Urnieren 259. 262.
Urobilin 87. 112.
Urzeugung 250.
Uterus 262.
Utriculus 247.

V.

Vagus 46. 68. 190. 201.
Vasodilatatoren 48. 191.
Vasokonstriktoren 48. 190.
Vasomotoren 48. 190.
Vegetarismus 76.
Venenklappen 42.
Ventilationsgröße 65.
Verbrennungswärme 139.
Verdauung 90. 96.
Verdauungsarbeit 135.
Vererbung 7.
Verkürzungsrückstand 148.
Verlängertes Mark 190.
Vernix caseosa 260.
Vierhügel 192.
Vitalkapazität 65.
Vitellin 23.
Vokale 169.
Vordere Wurzeln 180. 199.
Vorkern 253.

W.

Wachstum 6.
Wärmebildung 135. 138. 151.
Wärmedyspnoë 67.
Wärmeempfindung 245.
Wärmestarre 154. 157.
Warmblüter 141.
Wasser 10. 29. 69. 133.
Webers Gesetz 205.
Wehen 264.
Weinen 230.
Wettstreit der Sehfelder 228.
Wochenbett 264.
Wolffscher Gang und Körper 259. 262.

X.

Xanthin 34.
Xanthroproteïnreaktion 22.

Z.

Zapfen der Netzhaut 216. 222.
Zelle 4.
Zelllipoïde 18.
Zellteilung 6.
Zeugung 6. 250.
Zonula Zinnii 210.
Zotten des Darms 105.
— der Eihaut 254.
Zucker 13.
Zuckerstich 109. 192.
Zuckung 147.
Zuckungsgesetz 175.
Zungenbewegung 91.
Zwangsbewegungen 194.
Zweckmäßigkeit 7.
Zwerchfell 62.

Verlag von FERDINAND ENKE in Stuttgart.

Prof. Dr. F. Schenck.

Kleines Praktikum der Physiologie.

Anleitung für Studierende in physiologischen Kursen.
Mit 35 Abbildungen. kl. 8°. 1904. geh. M. 1.60; in Leinw. geb. M. 2.20.

Physiologisches Praktikum.

Eine Anleitung für Studierende zum Gebrauch in praktischen Kursen der Physiologie.
Mit 153 Abbildungen. gr. 8°. 1895. geh. M. 7.—

Lehrbuch der Physiologie

des tierischen Organismus, im speziellen des Menschen.
Von Geh. Rat Prof. Dr. **J. Bernstein.**
Zweite, umgearbeitete Auflage.
Mit 276 Textabbildungen. gr. 8°. 1900. geh. M. 14.—

Tierphysiologisches Praktikum.

Übungen aus dem Gebiete der physiologischen Chemie und verwandten Zweigen für Tierärzte und Landwirte.
Von **E. H. Stein.**
Mit 20 Abbildungen im Text. 8°. 1903. geh. M. 4.—; in Leinw. geb. M. 4.80.

Beiträge zur Physiologie und Pathologie.

Unter Mitwirkung von Verschiedenen herausgegeben von
Prof. Dr. **O. Weiß.**
Festschrift zum 70. Geburtstag, Ludimar Hermann von seinen Schülern gewidmet.
Mit einem Bildnis Hermanns, einer Tafel und 41 Textabbildungen.
gr. 8°. 1908. geh. M. 8.—

Jahresbericht über die Fortschritte der Physiologie.

Unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von
Geh. Rat Prof. Dr. **L. Hermann.**

XII. Band: **Bericht über das Jahr 1903.** gr. 8°. 1904. geh. M. 16.—
XIII. Band: **Bericht über das Jahr 1904.** gr. 8°. 1905. geh. M. 17.—
XIV. Band: **Bericht über das Jahr 1905.** gr. 8°. 1906. geh. M. 17.—
XV. Band: **Bericht über das Jahr 1906.** gr. 8°. 1908. geh. M. 19.—
XVI. Band: **Bericht über das Jahr 1907.** gr. 8°. 1909. geh. M. 24.—

Verlag von FERDINAND ENKE in Stuttgart.

Soeben erschien:

Lehrbuch der Greisenkrankheiten

unter Mitwirkung von

Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Damsch** in Göttingen, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Ebstein** in Göttingen, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Ewald** in Berlin, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Fürbringer** in Berlin, Prof. Dr. **Grawitz** in Charlottenburg, Prof. Dr. **Hirsch** in Göttingen, Prof. Dr. **Hoppe-Seyler** in Kiel, Prof. Dr. **Jadassohn** in Bern, Prof. Dr. Baron **A. v. Korányi** in Budapest, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Naunyn** in Baden-Baden, Prof. Dr. **Ortner** in Innsbruck, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Siemerling** in Kiel, Prof. Dr. **Sternberg** in Wien

herausgegeben von Dr. **J. Schwalbe,** Berlin.

gr. 8°. 1909. geh. M. 26.—; in Halbfrz. geb. M. 28.—

Die wichtigen
deutschen, österreichisch-ungarischen u. schweizerischen

Brunnen- und Badeorte

nach ihren Heilanzeigen alphabetisch zusammengestellt von

Dr. **A. Villaret,**

Generalarzt und Inspekteur der zweiten Sanitätsinspektion.

8°. 1909. Geheftet M. 3.—; in Leinwand gebunden M. 3.60.

Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung.

Unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von

Privatdozent Dr. **W. Weichardt** in Erlangen.

I. Band: **Bericht über das Jahr 1905.** gr. 8°. 1906. geh. M. 8.—

II. Band: **Bericht über das Jahr 1906** einschließlich des Berichts über die **„Beziehungen der Immunitätsforschung zur Lehre von den Geschwülsten"** von Dr. G. Schöne und über **„Opsonine"** von Privatdozent Dr. W. Rosenthal. gr. 8°. 1907. geh. M. 14.—

III. Band: **Bericht über das Jahr 1907** einschließlich einer zusammenfassenden Übersicht **„Über Anaphylaxie"** von C. Levaditi, chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur und über **„Phagozytose, Opsonintheorie und Verwandtes"** von Dr. W. Rosenthal, Privatdozent an der Universität Göttingen. gr. 8°. 1908. geh. M. 17.—

Zeitschrift für Psychotherapie und medizinische Psychologie.

Herausgegeben von Dr. **Albert Moll** in Berlin.

I. Band, 1. Heft.

Preis für den Band von 6 Heften M. 14.—, jährlich ein Band.

Ascher, Dr. med. L., **Der Einfluß des Rauches auf die Atmungsorgane.** Eine sozialhygienische Untersuchung für Mediziner, Nationalökonomen, Gewerbe- und Verwaltungsbeamte, sowie für Feuerungstechniker. Mit 4 Abbildungen und zahlreichen Tabellen. gr. 8°. 1905. geh. M. 1.60.

Bardenheuer, Geh. Rat Prof. Dr. B., und **Graessner,** Prof Dr. R., **Die Technik der Extensionsverbände bei der Behandlung der Frakturen und Luxationen der Extremitäten. Vierte, vollständig umgearbeitete Auflage.** Mit einer Tafel und 68 Textabbildungen. gr. 8°. 1909. geh. M. 4.—; in Leinw. geb. M. 5.—

Bickel, Prof. Dr. A., **Über die Entwicklung der pathologischen Physiologie** und ihre Stellung zur klinischen Medizin. Öffentliche Vorlesung gehalten am 20. Mai 1904 in der Aula der Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin. gr. 8°. 1904. geh. M. 1.—

Biedert, Geh. Rat Prof. Dr. Ph., **Die Kinderernährung im Säuglingsalter und die Pflege von Mutter und Kind.** Wissenschaftlich und gemeinverständlich dargestellt. **Fünfte, ganz neu bearbeitete Auflage.** Mit 17 Abbildungen und 1 farbigen Tafel. gr. 8°. 1905. geh. M. 6.40; in Leinw. geb. M 7.60.

Biedert, Geh. Rat Prof. Dr. Ph., u. **Fischl,** Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Kinderkrankheiten. Zwölfte, sehr vermehrte und verbesserte Auflage.** Mit 2 farbigen Tafeln und 73 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1902. geh. M. 18.—; in Leinw. geb. M. 19.60.

Böhm, Dr. M., **Die numerische Variation des menschlichen Rumpfskeletts.** Eine anatomische Studie. Mit 52 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1907. geh. M. 4.—

Duval, M., Grundriß der Anatomie für Künstler. Deutsche Bearbeitung von Prof. Dr. Ernst Gaupp. **Dritte vermehrte Auflage.** Mit 4 Tafel- und 88 Textabbildungen. 8°. 1908. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Dorf- und Stadthygieine.** Unter besonderer Rücksichtnahme auf deren Wechselbeziehungen für Ärzte und die mit der Wahrnehmung der Interessen der öffentlichen Gesundheitspflege betrauten Verwaltungsbeamten. Mit 2 Abbildungen. gr. 8°. 1902. geh. M. 4.—

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Die chronische Stuhlverstopfung in der Theorie und Praxis.** 8°. 1901. geh. M. 5.40.

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Die Tastperkussion.** Ein Leitfaden für den klinischen Unterricht und für die ärztliche Praxis. Mit 7 Abbildungen. 8°. 1901. geh. M. 1.60.

Ebstein, Geh. Rat Prof. Dr. W., **Leitfaden der ärztlichen Untersuchung** mittels der Inspektion, Palpation, der Schall- und Tastperkussion, sowie der Auskultation. Mit 22 Abbildungen. gr. 8°. 1907. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Faure, Prof. Dr. J. L., **Die chirurgischen Krankheiten der Haut und des Unterhautzellgewebes.** Uebersetzt von Dr. W. Goebel. Mit 8 Abbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 5.—

Fehling, Geh. Rat Prof. Dr. H., **Lehrbuch der Frauenkrankheiten. Dritte, völlig neu bearbeitete Auflage.** Mit 229 Abbildungen. gr. 8°. 1906. geh. M. 9.—; in Leinw. geb. M. 10.—

Fischer, B., **Lehrbuch der Chemie für Pharmazeuten.** Mit besonderer Berücksichtigung der Vorbereitung zur pharmazeutischen Vorprüfung. **Sechste neubearbeitete Auflage** von Prof. Dr. Georg Frerichs. Mit 125 Textabbildungen. gr. 8°. 1909. geh. M. 15.40; in Leinw. geb. M. 17.—

Die neue Auflage dieses beliebten Lehrbuchs eignet sich sowohl zum Gebrauch für Pharmazeuten wie für Mediziner.

Forel, Prof. Dr. A., **Der Hypnotismus, seine psychologische, psychophysiologische und therapeutische Bedeutung oder die Suggestion und Psychotherapie. Fünfte umgearbeitete Auflage.** gr. 8°. 1907. geh. M. 6.—; in Leinw. geb. M. 7.—

Freund, Privatdozent Dr. L., **Die elektrische Funkenbehandlung der Karzinome.** Mit 6 Abbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 1.60.

Freund, Prof. Dr. W. A. und **Mendelsohn,** Dr. L., **Der Zusammenhang des Infantilismus des Thorax und des Beckens.** Mit 18 Abbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 2.40.

Fritsch, Geh. Rat Prof. Dr. H., **Gerichtsärztliche Geburtshilfe.** Mit 14 in den Text gedruckten Figuren. gr. 8°. 1900. geh. M. 5.60; in Leinw. geb. M. 6.60.

Geigel, Prof. Dr. R., **Leitfaden der diagnostischen Akustik.** Mit 33 Textabbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 6.—

Gocht, Dr. H., **Handbuch der Röntgenlehre.** Zum Gebrauch für Mediziner. **Zweite umgearbeitete und vermehrte Auflage.** Mit 104 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 10.—; in Leinw. geb. M. 11.—

Greeff, Prof. Dr. R., **Rembrandts Darstellungen der Tobiasheilung.** Nebst Beiträgen zur Geschichte des Starstichs. Mit 14 Tafeln und 9 Textabbildungen. Lex.-Okt. 1907. geh. M. 6.—

Hart, Dr. C., **Die mechanische Disposition der Lungenspitzen zur tuberkulösen Phthise.** Preisgekrönte Monographie. Mit 23 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1906. geh. M. 8.—

Hart, Dr. C., und **Harrass,** Dr. P., **Der Thorax phthisicus.** Eine anatomisch-physiologische Studie. Mit 34 Tafeln und 15 Textabbildungen. 4°. 1908. kartoniert M. 28.—

Haudek, Dr. M., **Grundriß der orthopädischen Chirurgie** für praktische Ärzte und Studierende. Nebst einem Vorwort von Prof. Dr. A. Hoffa. Mit 198 Textabbildungen. gr. 8°. 1906. geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.20.

Heim, Prof. Dr. L., **Lehrbuch der Bakteriologie.** Mit besonderer Berücksichtigung der Untersuchungsmethoden, Diagnostik und Immunitätslehre. **Dritte, vollständig umgearbeitete Auflage.** Mit 233 Abbildungen im Text und 13 mikrophotographischen Tafeln. gr. 8°. 1906. geh. M. 14.60; in Leinw. geb. M. 16.—

Heim, Prof. Dr. L., **Lehrbuch der Hygiene.** Mit 43 Abbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.—

Hoffa, Geheimrat Prof. Dr. A., **Lehrbuch der orthopädischen Chirurgie. Fünfte Auflage.** Mit 870 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8°. 1905. geh. M. 21.—; in Leinw. geb. M. 23.—

Hoffa, Geheimrat Prof. Dr. A., **Technik der Massage. Fünfte verbesserte Auflage.** Mit 45 teils farbigen Abbildungen im Text. gr. 8°. 1907. geh. M. 3.—; in Leinw. geb. M. 4.—

Hoffa, weil. Geheimrat Prof. Dr. A. und **Wollenberg,** Privatdoz. Dr. G. A., **Arthritis deformans und sogenannter chronischer Gelenkrheumatismus.** Eine röntgologische und anatomische Studie. gr. 8°. 1908. geh. M. 12.—

Hundeshagen, Dr. K., **Einführung in die ärztliche Praxis** vom Gesichtspunkte der praktischen Interessen des Ärztestandes unter eingehender Berücksichtigung der Versicherungsgesetze und der allgemeinen Gesetzgebung. Für Studierende der Medizin und junge Ärzte. 8°. 1905. geh. M. 6.—; in Leinw. geb. M. 7.—

Jahrbuch der praktischen Medizin. Kritischer Jahresbericht für die Fortbildung der praktischen Ärzte. Herausgegeben von Prof. Dr. J. Schwalbe. Jahrgang 1908. Mit 54 Abbildungen und 2 farbigen Tafeln. 8°. 1908. geh. M. 15.40; in Leinw. geb. M. 16.40.

Jellinek, Dr. S., **Elektropathologie.** Die Erkrankungen durch Blitzschlag und elektrischen Starkstrom in klinischer und forensischer Darstellung. Mit 72 Abbildungen und 4 chromolithographischen Tafeln. gr. 8°. 1903. geh. M. 9.—

Jürss, Dr. med. Fritz, **Beitrag zur Kenntnis der Wirkungen einiger als Volksabortiva benutzten Pflanzen, Tanacetum, Thuja, Myristica.** Mit 3 farbigen Tafeln. Nebst einem Vorwort von Prof. Dr. R. Kobert. gr. 8°. 1904. geh. M. 5.—

Kaufmann, Doz. Dr. C., **Handbuch der Unfallmedizin.** Mit Berücksichtigung der deutschen, österreichischen, schweizerischen und französischen Arbeiter- und der privaten Unfallversicherung. Für den akademischen und praktischen Gebrauch. **Dritte neubearbeitete Auflage** des Handbuchs der Unfallverletzungen.
I. Hälfte: Allgemeiner Teil — **Unfallverletzungen.** gr. 8°. 1907. geh. M. 14.—

Kobert, Prof. Dr. R., **Arzneiverordnungslehre für Studierende und Ärzte. Dritte erweiterte Auflage.** Mit 207 Abbildungen im Text und 25 Tabellen. gr. 8°. 1900. geh. M. 9.—; in Leinw. geb. M. 10.20.

Kobert, Prof. Dr. R., **Über Cyanmethämoglobin und den Nachweis der Blausäure.** Mit 1 Tafel in Farbendruck. gr. 8°. 1891. geh. M. 2.80.

Kobert, Prof. Dr. R., **Über Giftfische und Fischgifte.** Mit 11 Figuren im Text. gr. 8°. 1905. geh. M. 1.—

Kobert, Prof. Dr. R., **Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen.** Mit 14 Figuren im Text. gr. 8°. 1901. geh. M. 6.—

Kobert, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Intoxikationen. Zweite, durchweg neubearbeitete Auflage.** Zwei Bände.

I. Bd.: Allgemeiner Teil. Mit 69 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1902. geh. M. 7.—

II. Bd.: Spezieller Teil. Mit 142 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1906. geh. M. 27.—

Kobert, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Pharmakotherapie. Zweite, durchweg neubearbeitete Auflage.** Mit zahlreichen Tabellen. gr. 8°. 1908. geh. M. 19.40; in Leinw. geb. M. 21.—

Kobert, Prof. Dr. R., **Kompendium der praktischen Toxikologie. Vierte Auflage.** Mit 38 Tabellen. 8°. 1903. geh. M. 5.—; in Leinw. geb. M. 6.—

Kobert, Dr. H. U., **Das Wirbeltierblut in mikrokristallographischer Hinsicht.** Mit einem Vorwort von Prof. Dr. R. Kobert. Mit 26 Abbildungen. gr. 8°. 1901. geh. M. 5.—

v. Krafft-Ebing, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der Psychiatrie.** Auf klinischer Grundlage für praktische Aerzte und Studierende. **Siebente vermehrte und verbesserte Auflage.** gr. 8°. 1903. geh. M. 14.—, in Leinw. geb. M. 15.20.

v. Krafft-Ebing, Psychopathia sexualis mit besonderer Berücksichtigung der konträren Sexualempfindung. Eine medizinisch-gerichtliche Studie für Ärzte und Juristen. **Dreizehnte vermehrte Auflage.** Herausgegeben von Privatdozent Dr. Alfred Fuchs. gr. 8°. 1907. geh. M. 11.—; in Leinw. geb. M. 12.40.

Küstner, Geh. Rat Prof. Dr. O., **Kaiserschnitt. Rückblicke und Ausblicke.** (Sonderabdruck aus „Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie" LXIII. Bd.) gr. 8°. 1909. geh. M. 2.—

Laache, Prof. Dr. S., **Die Wechselbeziehungen in der menschlichen Pathologie und Therapie.** Eine allgemein-medizinische Studie. gr. 8°. 1905. geh. M. 3.—

Lange, Dr. Wilh., **Hölderlin. Eine Pathographie.** Mit 12 Schriftproben und einer Stammtafel. gr. 8°. 1909. geh. M. 9.—

Mamlock, Dr. G. L., **Friedrichs des Großen Korrespondenz mit Ärzten.** gr. 8°. 1907. geh. M. 6.—

Mendel, Prof. Dr. E., **Leitfaden der Psychiatrie.** Für Studierende der Medizin. 8°. 1902. geh. M. 5.—; in Leinw. geb. M. 6.—

Mendelssohn, Dr. L., **Untersuchungen an Kindern über die Ursachen der Stenose der oberen Apertur und ihre Bedeutung für die Entwicklung der Spitzenphthise.** Mit 26 Abbildungen und 3 Tafeln im Text. (Sonderabdruck aus „Archiv für Kinderheilkunde, XLIV. Band".) gr. 8°. 1906. geh. M. 1.60.

Moll, Dr. A., **Ärztliche Ethik.** Die Pflichten des Arztes in allen Beziehungen seiner Tätigkeit. gr. 8°. 1902. geh. M. 16.—; in Leinw. geb. M. 17.40.

Müller, Prof. Dr. R., **Biologie und Tierzucht.** Gedanken und Tatsachen zur biologischen Weiterentwicklung der landwirtschaftlichen Tierzucht. gr. 8°. 1905. geh. M. 2.40.

Müller, Prof. Dr. R., **Das Problem der sekundären Geschlechtsmerkmale und die Tierzucht.** Eine wissenschaftliche Untersuchung. gr. 8°. 1908. geh. M. 2.80.

Neuburger, Prof. Dr. M., **Geschichte der Medizin. Zwei Bände.** I. Band. gr. 8°. 1906. geh. M. 9.—; in Leinw. geb. M. 10.40. II. Band, 1. Hälfte. gr. 8°. 1908. geh. M. 5.40. (Die zweite Hälfte des zweiten Bandes erscheint im Laufe des Jahres 1909.)

Offergeld, Dr. Heinr., **Über das sekundäre Uteruskarzinom.** Eine pathologisch-anatomische und klinische Studie. gr. 8°. 1909. geh. M. 2.80.

Opitz, Dr. K., **Die Medizin im Koran.** 8°. 1906. geh. M. 3.—

Orschansky, Prof. Dr. J., **Die Vererbung im gesunden und krankhaften Zustande** und die Entstehung des Geschlechts beim Menschen. Mit 41 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8°. 1903. geh. M. 9.—

Peiser, Dr. L., **Angina pectoris.** gr. 8°. 1908. geh. M. 2.80.

Perthes, Prof. Dr. G., **Die Verletzungen und Krankheiten der Kiefer.** Mit 10 Röntgenbildern auf 4 Tafeln und 168 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1907. geh. M. 16.— (**Deutsche Chirurgie,** Liefg. 29a.)

Petersen, Prof. Dr. H. und **Gocht,** Dr. H., **Amputationen und Exartikulationen. Künstliche Glieder.** Mit 379 Textabbildungen. gr. 8°. 1907. geh. M. 22.— (**Deutsche Chirurgie,** Liefg. 32a.)

Philippi, Dr. A., **Die Lungentuberkulose im Hochgebirge.** Die Indikationen und Kontraindikationen desselben, sowie die Anwendung des alten Kochschen Tuberkulins. 8°. 1906. geh. M. 6.—

Politzer, Hofrat Prof. Dr. A., **Geschichte der Ohrenheilkunde.** Zwei Bände. I. Band. Von den ersten Anfängen bis zur Mitte des neunzehnten Jahrhunderts. Mit 31 Bildnissen auf Tafeln und 19 Textfiguren. gr. 8°. 1907. geh. M. 20.—; in Leinw. geb. M. 22.—

Politzer, Hofrat Prof. Dr. A., **Lehrbuch der Ohrenheilkunde** für praktische Aerzte und Studierende. **Fünfte gänzlich umgearbeitete und vermehrte Auflage.** Mit 337 Textabbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 17.—; in Leinw. geb. M. 18.40.

Romberg, Prof. Dr. E., **Lehrbuch der Krankheiten des Herzens und der Blutgefäße.** Mit 53 Abbildungen. gr. 8°. 1906. geh. M. 13.—; in Leinw. geb. M. 14.40.

Runge, Geheimrat Prof. Dr. W., **Die Krankheiten der ersten Lebenstage. Dritte, umgearbeitete Auflage.** 8°. 1906. geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.—

Schäffer, Prof. Dr. J., **Der Einfluss unserer therapeutischen Massnahmen auf die Entzündung.** Experimentelle Untersuchungen über: Heisse Umschläge, Thermophore, Heissluftbehandlung, Eisblase, feuchte Verbände, Priessnitzsche Umschläge, Spiritusverbände, Jodpinselung, Pflasterbehandlung und die Biersche Stauung. Mit 11 zum Teil farbigen Tafeln. gr. 8°. 1907. geh. M. 8.—

Schlesinger, Dr. E., **Schwachbegabte Schulkinder.** Vorgeschichten und ärztliche Befunde. Mit 9 Abbildungen. gr. 8°. 1907. geh. M. 2.80.

Schober, Dr. P., **Medizinisches Wörterbuch der deutschen und französischen Sprache.** Mit Vorreden von Generalarzt Dr. A. Villaret und Dr. L. Lereboullet. **Zweite vermehrte Auflage.** 8°. 1908. geh. M. 7.60; in Leinw. geb. M. 8.60.

Sellheim, Prof. Dr. H., **Die Reize der Frau und ihre Bedeutung für den Kulturfortschritt.** Mit einer Tafel. gr. 8°. 1909. geh. M. 1.60.

Sprengel, Prof. Dr. O., **Appendicitis.** Mit 4 farbigen Tafeln und 82 teils farbigen Abbildungen im Text. gr. 8°. 1906. geh. M. 26.— (**Deutsche Chirurgie,** Liefg. 46 d.)

Stein, Dr. Albert E., **Paraffin-Injektionen.** Theorie und Praxis. Eine zusammenfassende Darstellung ihrer Verwendung in allen Spezialfächern der Medizin. Mit 81 Abbild. im Text. gr. 8°. 1904. geh. M. 6.—

Sternberg, Dr. W., **Diätetische Kochkunst.** I. Gelatinespeisen. Mit 21 Abbildungen und 10 Tafeln im Text. 8°. 1908. geh. M. 2.20; in Leinw. geb. M. 3.—

Sternberg, Dr. W., **Kochkunst und ärztliche Kunst.** Der Geschmack in der Wissenschaft und Kunst. gr. 8°. 1907. geh. M. 6.—

Sternberg, Dr. W., **Krankenernährung und Krankenküche.** Geschmack und Schmackhaftigkeit. gr. 8°. 1906. geh. M. 3.60.

Sternberg, Dr. W., **Die Küche in der modernen Heilanstalt.** gr. 8°. 1909. geh. M. 2.—

Sternberg, Dr. W., **Die Küche im Krankenhaus,** deren Anlage, Einrichtung und Betrieb. Mit 49 Textabbildungen und 2 Tafeln. gr. 8°. 1908. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.20.

Stiller, Prof. Dr. B., **Die asthenische Konstitutionskrankheit.** (Asthenia universalis congenita. Morbus asthenicus.) gr. 8°. 1907. geh. M. 8.—

Stoffel, Oberarzt Dr. Ad., und **Stempel,** cand. med. Edda, **Anatomische Studien über die Klumphand.** Mit 27 Abbildungen und 3 farbigen Tafeln. gr. 8°. 1909. M. 6.—

Stratz, Dr. C. H., **Die Körperpflege der Frau.** Physiologische und ästhetische Diätetik für das weibliche Geschlecht

Allgemeine Körperpflege. — Kindheit. — Reife. — Heirat. — Ehe. — Schwangerschaft. — Geburt. — Wochenbett. — Wechseljahre.

Mit 1 Tafel und 79 Textabbildungen. gr. 8°. 1907. geh. M. 8.40; in Leinw. geb. M. 10.—

Taschenberg, Prof. Dr. O., **Die giftigen Tiere.** Ein Lehrbuch für Zoologen, Mediziner und Pharmazeuten. Mit 69 Abbildungen. 8°. 1909. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

de Terra, Dr. P., **Konversationsbuch für die zahnärztliche Praxis.** Eine Sammlung von Kunstausdrücken und Redensarten in deutscher, englischer, französischer und italienischer Sprache. 8°. 1908. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—

Tobeitz, Prof. Dr. A., **Differentialdiagnose der Anfangsstadien der akuten Exantheme.** Für Aerzte, besonders Amtsärzte. gr. 8°. 1908. geh. M. 2.80.

Wagner, Dr. A., **Die Extrauterinschwangerschaft.** Klinische Studie auf Grund von 32 selbstbeobachteten Fällen. Mit 10 Abbildungen im Text. gr. 8°. 1907. geh. M. 2.—

Wagner, Dr. Alb., **Die Wochenbettspflege.** Leitfaden für Kindbettwärterinnen. **Zweite Auflage.** gr. 8°. 1909. geh. M. 1.20; in Leinw. geb. M. 1.60.

Weichardt, Privatdozent Dr. W., **Serologische Studien auf dem Gebiete der experimentellen Therapie.** Mit 98 Kurven. gr. 8°. 1906. geh. M. 2.80.

Wilms, Prof. Dr. M., **Der Ileus. Pathologie und Klinik des Darmverschlusses.** Mit 227 Abbildungen. gr. 8°. 1906. geh. M. 30.— (**Deutsche Chirurgie,** Liefg. 46g.)

Wohnlich, Dr. E., **Die Prüfung der Arzneimittel des deutschen Arzneibuches** nebst Erklärung der chemischen Prozesse und Berechnungen. Für den praktischen Gebrauch des pharmazeutischen Laboratoriums. 8°. 1907. geh. M. 10.—; in Leinw. geb. M. 11.—

Zangemeister, Prof. Dr. W., **Atlas der Cystoskopie des Weibes.** 54 farbige Bilder auf 27 Tafeln mit erläuterndem Text. hoch 4°. 1906. kart. M. 25.—; in Leinw. geb. M. 26.—

Zweifel, Geh. Rat Prof. Dr. P., **Lehrbuch der Geburtshülfe.** Für Ärzte und Studierende. **Fünfte vollständig umgearbeitete Auflage.** Mit 237 teils farbigen Abbildungen im Text. gr. 8°. 1903. geh. M. 14.—; in Leinw. geb. M. 15.20.

Verlag von FERDINAND ENKE in Stuttgart.

Handbuch der praktischen Medizin.

Bearbeitet von

Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Brieger** in Berlin, Prof. Dr. **Damsch** in Göttingen, Prof. Dr. **Dehio** in Dorpat, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Ebstein** in Göttingen, Prof. Dr. **Edinger** in Frankfurt a. M., Prof. Dr. **Epstein** in Prag, Dr. **Finlay** in Havanna, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Fürbringer** in Berlin, Prof. Dr. **E. Grawitz** in Charlottenburg, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Harnack** in Halle a. S., Prof. Dr. **Jadassohn** in Bern, I. Oberarzt Prof. Dr. **Kümmell** in Hamburg-Eppendorf, Prof. Dr. **Laache** in Christiania, Prof. Dr **Lenhartz** in Hamburg-Eppendorf, Prof. Dr. **Lorenz** in Graz, Stabsarzt Prof. Dr. **Marx** in Frankfurt a. M., Geh. Medizinalrat Prof Dr. **Mendel** in Berlin, Prof. Dr. **Nicolaier** in Berlin, Prof. Dr. **Obersteiner** in Wien, Hofrat Prof. Dr. **Přibram** in Prag, Prof. Dr. **Redlich** in Wien, Oberarzt Prof. Dr. **Reiche** in Hamburg-Eppendorf, Prof. Dr. **Romberg** in Tübingen, Prof. Dr. **Rosenstein** in Leiden, Prof. Dr. **Rumpf** in Bonn, Prof. Dr. **Schwalbe** in Berlin, Prof. Dr. **Sticker** in Münster i. W., Prof. Dr. **Strübing** in Greifswald, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Unverricht** in Magdeburg, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Wassermann** in Berlin, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **Ziehen** in Berlin.

Unter Redaktion von

Dr. W. Ebstein und **Prof. Dr. J. Schwalbe**

Geh. Medizinalrat, o. Professor in Göttingen — Herausgeber der Deutschen med. Wochenschrift

herausgegeben von **W. Ebstein.**

Zweite vollständig umgearbeitete Auflage.

Vier Bände.

232 Bogen. Mit 261 Textabbildungen. gr. 8°. 1905/06.
Geheftet M. 77.—, in Leinwand gebunden M. 85.—

I. Band: **Krankheiten der Atmungs-, der Kreislaufsorgane, des Blutes und der Blutdrüsen.** 67 Bogen. Mit 75 Textabbildungen. gr. 8°. 1905. Geheftet M. 22.—, in Leinwand gebunden M. 24.—

II. Band: **Krankheiten der Verdauungs-, der Harnorgane und des männlichen Geschlechtsapparates. Venerische Krankheiten.** 61 Bogen. Mit 54 Textabbildungen. gr. 8°. 1905. Geheftet M. 20.—, in Leinwand gebunden M. 22.—

III. Band: **Krankheiten des Nervensystems (mit Einschluß der Psychosen). Krankheiten der Bewegungsorgane.** 59 Bogen. Mit 81 Textabbildungen. gr. 8°. 1905. Geheftet M. 20.—, in Leinwand gebunden M. 22.—

IV. Band: **Infektionskrankheiten, Zoonosen, Konstitutionskrankheiten, Vergiftungen durch Metalle, durch Tier- und Fäulnisgifte.** 45 Bogen. Mit 51 Abbildungen. gr. 8°. 1906. Geheftet M. 15.—, in Leinwand gebunden M. 17.—

Chirurgie des praktischen Arztes.

Mit Einschluß der Augen-, Ohren- und Zahnkrankheiten.

Bearbeitet von Prof. Dr. **A. Fraenkel** in Wien, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **K. Garrè** in Bonn, Prof. Dr. **H. Häckel** in Stettin, Prof. Dr. **C. Hess** in Würzburg, Geh. Medizinalrat Prof. Dr. **F. König** in Grunewald-Berlin, Prof. Dr. **W. Kümmel** in Heidelberg, I. Oberarzt Prof. Dr. **H. Kümmell** in Hamburg-Eppendorf, Prof. Dr. **G. Ledderhose** in Straßburg i. E., Prof. Dr. **E. Leser** in Halle a. S., Prof. Dr. **W. Müller** in Rostock i. M., Prof. Dr. **J. Scheff** in Wien, Prof. Dr. **O. Tilmann** in Köln.

Mit 171 Abbildungen. gr. 8°. 1907. Geheftet M. **20.**—, in Leinwand geb. M. **22.**—
(Zugleich Ergänzungsband zum Handbuch der praktischen Medizin. 2. Aufl.)

Verlag von FERDINAND ENKE in Stuttgart.

Kürzlich wurde vollständig:

Physikalische Therapie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von

Dr. Julian Marcuse und **Doz. Dr. A. Strasser**

Spezialarzt f. physikal. Therapie in München — an der Universität Wien

unter Mitarbeit von

Prof. Dr. **A. Albu,** Berlin, Geh. Rat Prof. Dr. **L. Brieger,** Berlin, Doz. Dr. **A. Bum,** Wien, Dr. **B. Buxbaum,** Wien, Doz. Dr. **H. Determann,** Freiburg i. B.-St. Blasien, Dr. **O. Fellner,** Wien, Dr. **A. Foges,** Wien, Doz. Dr. **F. Frankenhäuser,** Berlin, Dr. **R. Friedländer,** Wiesbaden, Prof. Dr. **J. Glax,** Abbazia, Doz. Dr. **M. Herz,** Wien, Doz. Dr. **R. Kienböck,** Wien, Doz. Dr. **D. O. Kuthy,** Budapest, Dr. **A. Laqueur,** Berlin, Doz. Dr. **A. Martin,** Zürich, Dr. **S. Munter,** Berlin, Prof. Dr. **H. Rieder,** München, Prof. Dr. **H. Rosin,** Berlin, Prof. Dr. **G. Sittmann,** München, Doz. Dr. **K. Ullmann,** Wien, Hofrat Prof. Dr. **W. Winternitz,** Wien, Doz. Dr. **J. Zappert,** Wien.

---

1. Heft. **Physiologische Grundlagen der Hydro- und Thermotherapie.** Von Hofrat Prof. Dr. *W. Winternitz.* Mit 11 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 2.—, in Leinw. geb. M. 2.60.
2. Heft. **Technik und Methodik der Hydro- und Thermotherapie.** Von Dr. *J. Marcuse.* Mit 62 Textabbildungen. gr. 8°. geh. M. 3.60, in Leinw. geb. M. 4.20.
3. Heft. **Luft- und Sonnenbäder.** Von Dr. *J. Marcuse.* Mit 17 Textabbildungen. gr. 8°. geh. M. 3.—, in Leinw. geb. M. 3.60.
4. Heft. **Physiologie und Technik der Massage.** Von Dozent Dr. *A. Bum.* Mit 23 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 1.20, in Leinw. geb. M. 1.80.
5. Heft. **Heilgymnastik.** Von Dozent Dr. *M. Herz.* Mit 38 Abbildungen. gr. 8°. geh. M. 1.80, in Leinw. geb. M. 2.40.
6. Heft. **Radiotherapie, ihre biologischen Grundlagen, Anwendungsmethoden und Indikationen.** Mit einem Anhang: **Radiumtherapie.** Von Privatdoz. Dr. *R. Kienböck.* Mit 178 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 4.80, in Leinw. geb. M. 5.40.
7. Heft. **Die physiologischen Grundlagen und die Technik der Elektrotherapie.** Von Dr. *F. Frankenhäuser.* Mit 150 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 2.80, in Leinw. geb. M. 3.40.
8. Heft. **Balneotherapie.** Von Prof. Dr. *J. Glax.* gr. 8°. geh. M. 2.40, in Leinw. geb. M. 3.—
9. Heft. **Klimatotherapie.** Von Prof. Dr. *J. Glax.* gr. 8°. geh. M. 1.40, in Leinw. geb. M. 2.—
10. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen des Herzens und der Gefässe.** Von Prof. Dr. *G. Sittmann.* gr. 8°. geh. M. 2.20, in Leinw. geb. 2.80.

11. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen der Respirationsorgane.** Von Prof. Dr. *H. Rieder.* Mit 2 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 3.—, in Leinw. geb. M. 3.60.
12. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen der Verdauungsorgane.** Von Dr. *B. Buxbaum.* gr. 8°. geh. M. 2.40, in Leinw. geb. M. 3.—
13. Heft. **Physikalische und diätetische Therapie der Gicht.** Von Dr. *S. Munter.* gr. 8°. geh. M. 1.80, in Leinw. geb. M. 2.40.
14. Heft. **Physikalische und diätetische Therapie der Zuckerharnruhr.** Von Dr. *S. Munter.* gr. 8°. geh. M. 1.60, in Leinw. geb. M. 2.20.
15. Heft. **Physikalische Therapie der Anämie und Chlorose. Basedowsche Krankheit.** Von Prof. Dr. *H. Rosin.* gr. 8°. geh. M. —.60, in Leinw. geb. M. 1.20.
16. Heft. **Physikalische Therapie der Fettsucht.** Von Privatdozent Dr. *Alois Strasser.* gr. 8°. geh. M. 1.—, in Leinw. geb. M. 1.60.
17. Heft. **Physikalische Therapie der Skrofulose.** Von Dozent Dr. *D. O. Kuthy.* gr. 8°. geh. M. 1.60, in Leinw. geb. M. 2.20.
18. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen des Zentralnervensystems inklusive der allgemeinen Neurosen.** Von Dozent Dr. *H. Determann.* gr. 8°. geh. M. 3.—, in Leinw. geb. M. 3.60.
19. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen der peripherischen Nerven.** Von Dr. *R. Friedländer.* gr. 8°. geh. M. 1.20, in Leinw. geb. M. 1.80.
20. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen der Muskeln und Gelenke.** Von Prof. Dr. *L. Brieger* und Dr. *A. Laqueur.* gr. 8°. geh. M. 2.20, in Leinw. geb. M. 2.80.
21. Heft a. **Physikalische Therapie der Hautkrankheiten.** Von Doz. Dr. *K. Ullmann.* Mit 57 Abbildungen. gr. 8°. geh. M. 4.60, in Leinw. geb. M. 5.20.
21. Heft b. **Physikalische Therapie der Geschlechtskrankheiten.** Von Doz. Dr. *K. Ullmann.* Mit 61 Abbildungen. gr. 8°. geh. M. 5.—, in Leinw. geb. M. 5.60.
22. Heft. **Physikalische Therapie der Erkrankungen der weiblichen Sexualorgane.** Von Dr. *Arth. Foges* und Dr. *O. Fellner.* Mit 6 Abbildungen im Text. gr. 8°. geh. M. 1.60, in Leinw. geb. M. 2.20.
23. Heft. **Die physikalische Therapie im Kindesalter.** Von Privatdozent Dr. *J. Zappert.* gr. 8°. geh. M. 2.20, in Leinw. geb. M. 2.80.
24. Heft. **Physikalische Therapie der akuten Infektionskrankheiten.** Von Privatdozent Dr. *A. Martin.* Mit 5 Textabbildungen. gr. 8°. geh. M. 3.—, in Leinw. geb. M. 3.60.
25. Heft. **Physikalische Therapie der Krankheiten der Niere und Harnwege.** Von Privatdoz. Dr. *A. Strasser.* gr. 8°. geh. M. 2.—, in Leinw. geb. M. 2.60.
26. Heft. **Grundzüge der Ernährungstherapie.** Von Prof. Dr. *A. Albu.* gr. 8°. geh. M. 2.—, in Leinw. geb. M. 2.60.

7.52

4.A.517.
Leitfaden der Physiologie des M1909
Countway Library BEI0382
3 2044 045 791 050

4.A.517.
Leitfaden der Physiologie des M1909
Countway Library BEI0382
3 2044 045 791 050